

Санкт-Петербургский Государственный университет

Лисицына Ксения Николаевна

Рост и распределение *Macoma calcaria* (Gmelin) в Карском море

Выпускная квалификационная работа
по направлению подготовки 06.03.01 Биология
основная образовательная программа бакалавриата - Биология

Работа выполнена на кафедре ихтиологии и гидробиологии

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент,
Герасимова Александра Владимировна

Санкт-Петербург

2019

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Обзор литературы	5
1.1. Физико-географическая и гидрологическая характеристика Карского моря.	5
1.2. Макрозообентос Карского моря: видовое разнообразие, массовые формы, сообщества.....	9
1.3. Особенности экологии <i>Macoma calcaria</i>	14
Глава 2. Материалы и методы	20
Глава 3. Результаты исследований	26
3.1. Распределение <i>Macoma calcaria</i>	31
3.2. Анализ гетерогенности ростовых показателей <i>Macoma calcaria</i> в районе исследования	41
3.2.1. Индивидуальный рост	41
3.2.2. Групповой рост	44
Глава 4. Обсуждение	47
4.1. Закономерности распределения <i>Macoma calcaria</i> в Карском море	50
4.2. Гетерогенность роста <i>Macoma calcaria</i> в Карском море.....	53
Выводы	57
Список литературы.....	58
Приложение.....	65

Введение

В последние десятилетия интерес к изучению морской биоты северных морей значительно возрос, что в значительной степени определено активизацией в Арктическом регионе работ по освоению месторождений нефти и газа в шельфовой зоне. Такие мероприятия невозможны без проведения экологического мониторинга, важной задачей которого выбор объектов таких наблюдений. Наиболее привлекательными в северных морях в этом плане являются популяции широко-распространенных видов двустворчатых моллюсков. Данная группа гидробионтов отличается рядом особенностей, которые и делают популяции *Bivalvia* удобными модельными объектами при экологическом мониторинге, а именно: способность к формированию достаточно плотных доступных для исследования скоплений, относительно большая продолжительность жизни многих представителей данной группы, особенности морфологии, позволяющие относительно легко определять возраст животных (наличие на раковине меток сезонной периодичности роста). Зачастую двустворчатые моллюски являются видами-эдикаторами или фонообразующими видами. Тем не менее, свойства популяций многих видов *Bivalvia* в северных морях изучены крайне слабо.

В результате работы нескольких экспедиций, в составе которых принимали участие сотрудники кафедры ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского университета, были осуществлены весьма подробные гидробиологические исследования в северных морях, значительные акваторий которых оказались охвачены сеткой станций. Таким образом, появилась возможность заполнить пробелы и исследовать экологические характеристики многих массовых представителей донной биоты, ранее обделенных вниманием ученых.

Одним из таких видов являются широко распространенные бореально-арктические циркумполярные двустворчатые моллюски *Macoma calcaria* (Gmelin). Они относятся к часто встречающимся представителям *Bivalvia* в инфауне всех северных морей России. Представители данного вида нередко доминируют по биомассе в составе донных сообществ мягких грунтов данного региона, образуют достаточно плотные (100 экз./м² и выше) относительно доступные поселения (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Федяков, 1983; Бабков, Голиков, 1984; Моллюски.... 1987; Наумов, 2006), отличаются сравнительно большой продолжительностью жизни – до 17 лет (Антипова, 1979). Соответственно популяционные характеристики этих моллюсков могут быть весьма показательны при экологическом мониторинге. Однако популяционные характеристики *Macoma calcaria* в северных морях, помимо отрывочных сведений о показателях обилия в отдельных

акваториях, практически не изучены. Долговременные (более 20 лет) наблюдения за структурой поселений маком предприняты лишь на Белом море (Герасимова, 2001; Герасимова, Максимович, 2009; Лисицына et al., 2017). Для других арктических регионов наиболее известна только одна работа, связанная с кратковременным (в течение 3 лет) исследованием особенностей жизненного цикла *Macoma calcaria* в прибрежных водах Западной (Petersen, 1978). Практически нет информации о закономерностях распределения, роста маком в северных морях (кроме Белого моря). При этом ростовые характеристики двустворчатых моллюсков вполне можно отнести к экологически важным признакам гидробионтов, которые в интегральном виде отражают изменения темпа роста особей в онтогенезе, а также условия локальных биотопов (как абиотические, так и биотические), и тренды ключевых переменных среды. Часто даже в пределах одной акватории биотопическое разнообразие условий обитания *Bivalvia* может быть надежно описано по вариации скорости их роста, которая по размаху иногда сопоставима с разнообразием ростовых характеристик особей в ареале вида.

Таким образом, цель данного исследования – анализ закономерностей распределения и роста *Macoma calcaria* в юго-западной части Карского моря.

В задачи работы входило изучение:

1. распределения *Macoma calcaria* как отражения биотических и абиотических характеристик района исследования;
2. гетерогенности линейного роста *Macoma calcaria* в районе исследования.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Физико-географическая и гидрологическая характеристика Карского моря.

Карское море – материковое окраинное море Сибирской Арктики. С севера море широко открыто к Северному Ледовитому океану, на юге большей своей частью оно лежит на материковой отмели. Западная граница проходит по берегам Новой Земли, восточная граница – по западному берегу островов архипелага Северная Земля. Карское море занимает площадь около 883 тыс. км², его объем составляет объем 98 тыс. км³. Средняя глубина моря равна 111 м, в то же время максимальная глубина может достигать 620 м в северной части желоба Святой Анны (Добровольский, Залогин, 1982; Залогин, Косарев, 1999; Kulakov et al., 2004).

Гидрологический режим Карского моря формируется в результате смешения атлантических, речных, поверхностных арктических и баренцевоморских вод (Добровольский, Залогин, 1982; Залогин, Косарев, 1999; Kulakov et al., 2004). Южные и центральные районы моря находятся под влиянием речного стока р. Оби и р. Енисея, особенно юго-восточная часть моря (Морозова et al., 2013). Карское море получает более одной трети общей пресной воды, сбрасываемой в Полярный бассейн (Hanzlick, Aagaard, 1980). На долю этого моря приходится в среднем около 55% (1350 км³/год) общего речного стока во все моря Советской Арктики (Добровольский, Залогин, 1982). Объем ежегодно приносит примерно 530 км³ воды, Енисей — порядка 605 км³, Пясины — 80 км³, Пур и Таз вместе — около 86 км³ и прочие реки — примерно 74 км³ (Kulakov et al., 2004). Гидрологические условия северной части моря преимущественно определяются поступлением сюда поверхностных арктических вод. Баренцевоморские воды поступают в Карское море через проливы Карские Ворота и Югорский Шар, оказывая влияние на формирование гидрологической структуры вод юго-западной части моря. Теплые соленые воды атлантического происхождения поступают в Карское море по желобу Св. Анны на западе и желобу Воронина на востоке.

Распределение континентального стока в Карском море не отличается равномерностью во времени и пространстве. Примерно 80% речной воды поступает в море летом — в начале осени (июнь — сентябрь) (Добровольский, Залогин, 1982; Залогин, Косарев, 1999). Зимой же пресная вода в весьма небольших количествах вливается только из наиболее крупных рек. В целом около 40% площади этого моря находятся под влиянием материковых вод, которые оказывают весьма разнообразное воздействие на природные условия моря (Антонов, 1957). Приносимое ими тепло повышает температуру

поверхностного слоя воды в приустьевых участках, что способствует взлому льда весной и несколько замедляет льдообразование осенью, речные воды уменьшают соленость морских вод; механически речной сток воздействует на направления движения морских вод и т. п.

Величины и распределение солености в Карском море в основном определены свободным сообщением с океаном, большим материковым стоком, процессами образования и таяния льда (Добровольский, Залогин, 1982; Залогин, Косарев, 1999). Соленость поверхностных вод может меняться от 3—5‰ в южной части моря до 33—34‰ на севере. Кроме того, она испытывает сезонные колебания. Так как в холодное время года интенсивность речного стока падает и происходит активное льдообразование, соленость в поверхностном слое характеризуется повышенными значениями и равна 25—30‰. В теплые сезоны весенний приток речных вод и таяние льдов распределяют поверхностный слой. При этом складывается сложная картина распространения величин солености. Наиболее низкая соленость (5—10‰) наблюдается в районах устьев Оби, Енисея и других крупных рек. Акватория севернее Обь-Енисейского мелководья, а также юго-западная часть моря имеет соленость до 15—20‰. В северных районах отмечены наиболее высокие значения солености – до 34,0‰. В толще воды соленость увеличивается от поверхности ко дну. Зимой она относительно равномерно повышается от 30‰ на поверхности почти до 35‰ в придонном слое. Летом соленость в поверхностном слое на глубинах 10-15 м составляет 10-20 ‰ и резко повышается с глубиной до 29—30‰, достигая в придонном слое 34 и даже 35‰ (Добровольский, Залогин, 1982).

Карское море, расположенное в высоких широтах и покрытое в течение большей части года льдом, прогревается крайне слабо (Добровольский, Залогин, 1982; Залогин, Косарев, 1999). Средняя ледовитость Карского моря составляет более 85% (Карское... 2016). В Карском море льды существуют круглый год, причем вся акватория бывает почти полностью покрыта льдами с середины октября до середины июля. Летом освобождается ото льда лишь часть поверхности. Зимой в подледном слое температура воды на всей территории моря равна температуре замерзания $-1,5—1,7^{\circ}\text{C}$. Весной солнечное тепло расходуется по большей части на таяние льда, поэтому температура воды на поверхности моря практически не отличается от зимней. Лишь в южной части моря, которая раньше других освобождается ото льда и испытывает влияние материкового стока, температура поверхностного слоя постепенно повышается. В самые теплые месяцы (июль и август) температура воды на поверхности моря на свободных ото льда пространствах равна 3—6 $^{\circ}\text{C}$. В северных районах (у кромки льда) температура поверхностной воды близка к температуре замерзания. Вертикальное распределение температуры воды неодинаково в

разные сезоны в разных частях моря. Зимой температура воды почти во всей толще моря близка к температуре замерзания. Только в глубоководных желобах Св. Анны и Воронина, по которым в море проникают глубинные атлантические воды, она начинает повышаться с горизонтов 50—75 м и в слое 100—200 м до величин $+1,0$ — $+1,5^{\circ}$, однако глубже снова понижается. В наиболее теплые летние месяцы температура воды на мелководьях в юго-западной части моря становится выше нуля от поверхности до дна. В западных районах положительные температуры наблюдаются летом глубины до 60-70 м. На востоке моря – прогрев только верхнего слоя моря - до $+1,7^{\circ}\text{C}$, с глубиной температура воды быстро понижается, на 10 м уже $-1,2^{\circ}$ и $-1,5^{\circ}$ у дна.

Влияние главных формирующих гидрологический режим моря факторов (климатические особенности, поступление вод из Северного Ледовитого и Атлантического океанов, большой речной сток) обуславливает неоднородность вод Карского моря. В водоеме выделяют следующие по происхождению водные массы (Карское... 2016):

1. Поверхностная вода Арктического бассейна (температура (Т)- $-1,5^{\circ}$, а соленость (S) – 32 ‰), поступающая из высоких широт Северного Ледовитого океана. Для этой воды в целом характерны небольшие сезонные изменения температуры и солености;
2. Поверхностные воды арктических морей, существующая в двух модификациях -зимняя (Т= $-1,3^{\circ}\text{C}$, S=25 ‰) и летняя (Т= $-1,2^{\circ}\text{C}$, S=22 ‰), для нее характерна пониженная соленость;
3. Модифицированная вода (Т= 7°C , S=24,5 ‰) формируется летом в южных и юго-западных районах моря и существует только в летнее время.
4. Баренцевоморские водные массы — зимняя (Т= $-1,9^{\circ}\text{C}$, S=35,6 ‰) и летняя (Т= $10,5^{\circ}\text{C}$, S=35,3 ‰) — входят в Карское море на юго-западе через прол. Карские ворота, а также на севере, огибая м. Желания. Баренцевоморские воды - воды атлантического происхождения, отличающиеся высокой соленостью и большой однородностью температуры по вертикали.
5. Речная летняя вода (Т= $11,7^{\circ}\text{C}$, S=0,5 ‰) — теплая, практически пресная вода Оби и Енисея, приурочена к прибрежным и частично центральным районам Карского моря.
6. Атлантическая вода (Т= $2,3^{\circ}\text{C}$, S=35 ‰) - промежуточная водная масса, проникающая из Северной Атлантики. Атлантические воды поступают в Карское море из Арктического бассейна по глубоководным желобам Святой Анны и Воронина, их главная особенность — положительная температура во все сезоны года.

Основное место в гидрологической структуре вод Карского моря занимают поверхностные арктические воды (Добровольский, Залогин, 1982).

Движение поверхностных и глубинных вод Карского моря создает в нем относительно устойчивую систему течений, связанную с циркуляцией вод Арктического бассейна, водообменом с соседними морями и речным стоком (Добровольский, Залогин, 1982; Карское... 2016). Для Карского моря характерны циклонический круговорот в западной части и разнонаправленные потоки в южных, центральных и северных районах.

Западное кольцо течений образуют баренцевоморские воды, поступающие сюда через южные Новоземельские проливы. Далее они движутся к Ямалу вдоль его западного берега на север. У северной оконечности полуострова это Ямальское течение усиливается Обь-Енисейским и дает ответвление к Новой Земле. Здесь этот поток поворачивает на юг и в виде Восточно-Новоземельского течения движется вдоль берегов Новой Земли, где южнее оно сливается с упомянутыми ранее баренцевоморскими водами, замыкая циклонический круговорот.

В южных районах моря, помимо Обь-Енисейского начинается Западно-Таймырское течение, выносящее воды в пролив Вилькицкого и частично распространяющееся вдоль западного побережья Северной Земли. В центральной части моря прослеживается течение Святой Анны, направленное к северу и уходящее за пределы Карского моря.

Для Карского моря характерны невысокие скорости течений, но при длительных и сильных ветрах скорости течений могут достигать значительных величин. Скорости постоянных течений колеблются от 5 до 15 см/с. Однако, если они совпадают по направлению с ветровыми течениями, то их скорости увеличиваются до 70-90 см/с.

Приливы в Карском море выражены весьма отчетливо слабо (Добровольский, Залогин, 1982; Залогин, Косарев, 1999; Карское... 2016). В этом водоеме практически всюду отчетливо выражены правильные полусуточные приливы. Приливные волны входят в море с двух направлений: волна из Баренцева моря огибает Новую Землю с севера и распространяется вдоль ее восточных побережий на юг, волна из Арктического бассейна движется на юг вдоль западных берегов Северной Земли. Величины приливов невелики и для большинства районов составляют 0,5–0,8 м. В узкостях и вершинах мелководных бухт величина прилива доходит до 1 м.

Наличие частых и сильных ветров вызывает сильное волнение в Карском море (Добровольский, Залогин, 1982). Однако большое значение на размеры волн оказывает ледовой покров, поэтому наиболее сильное волнение приходится на малоледовитые годы в конце лета — начале осени. В среднем высота волн достигает 1,5—2,5 м, реже наблюдаются волны 3 м и более, максимальные значения - около 8 м. Чаще всего сильное волнение развивается в юго-западной и северо-западной частях Карского моря, которые обычно свободны ото льда.

Диапазон изменений содержания кислорода в Карском море от 2 до 10 мл/л (Карское... 2016). В летнее время в поверхностном слое содержание растворенного кислорода достигает 8,0–8,5 мл/л. С погружением в глубину содержание кислорода уменьшается, достигая минимума (около 7,0 мл/л) в слое 300–350 м, после чего снова на придонных горизонтах наблюдается увеличение до 8,0 мл/л. В зимние месяцы в поверхностном слое содержание растворенного кислорода выше, чем в летние и достигает максимальных значений 9,0–9,5 мл/л.

Распределение грунтов Карского моря и их состав в первую очередь связаны с речным стоком (Добровольский, Залогин, 1982). Благодаря эрозии русел рек все южное мелководье с глубинами до 50 м завалено речными песками. К северу пески постепенно заиливаются. В центральной, северной и северо-восточной частях Карского моря на больших глубинах преобладают илы и глинистые илы. В восточной части моря на мелководьях около Оби и Енисея преобладают илисто-песчаные и песчаные грунты. Мелкозернистые грунты в Карском море зачастую имеют верхний слой коричневого ила из-за содержания окислов марганца и железа. Одной из особенностей донных отложений Карского моря является наличие железомарганцевых конкреций, достигающих порой крупных размеров (Зенкевич, 1963).

1.2. Макрозообентос Карского моря: видовое разнообразие, массовые формы, сообщества

Первые исследования бентоса Карского моря начали проводиться еще второй половине XVIII в. экспедицией Палласа (Пергамент, 1945). В XIX в. в Карском море работали шведские экспедиции под руководством Н. А. Э. Норденшельда на судах «Превен», «Имер» и «Вега» в 1875–1876 и 1878 гг., датское судно «Димфна» в 1882–1883 гг. и голландское судно «Варна» (Карское... 2016). Из российских экспедиций следует отметить экспедицию на судне «Заря» под начальством Э. Толля в 1900–1903 гг. Однако в основном эти исследования бентоса Карского моря носили эпизодический характер и чаще всего являлись сопутствующими наблюдениями.

Планомерные изучения донной фауны в Карском море развернулись в 1920–1930-х гг. (Карское... 2016). В экспедициях на ледокольном пароходе «Седов» в 1929, 1930 и 1934 гг., на судне «Ломоносов» в 1931 г., на судне «Русанов» в 1931 и 1932 гг., на л/п «Сибиряков» в 1933 г. и в экспедиции на «Садко» в 1935 и 1936 гг. были проведены сборы бентоса на ранее неисследованных территориях, включая абиссальные глубины северной части Карского моря. В этих экспедициях был изучен видовой состав бентоса Карского моря.

Количественное изучение донной фауны Карского моря при помощи дночерпателя впервые было предпринято в 1927 г. и продолжено в 1933 г. в экспедициях на «Персее» (Карское... 2016). Первая комплексная экспедиция по изучению планктона, бентоса, рыб и морских млекопитающих была проведена осенью 1945 г. на траулере «М. Горький», в которой приняли участие такие ученые как З.А. Филатова и Л. А. Зенкевич. В рамках данной экспедиции впервые для юго-западной части Карского моря была выполнена широкомасштабная съемка бентоса. По ее результатам был сделан вывод о низкой продуктивности Карского моря – почти в 80 раз ниже, чем в Баренцевом море (Филатова, Зенкевич, 1957), Карское море было названо «безрыбным» водоемом, что повлекло за собой снижение интенсивности исследований в данной акватории. Спустя 30 лет в 1975 г., бентосная съемка в Карском море была проведена Т. В. Антиповой на НПС «Вычегда» (ПИНРО) (Антипова, Семенов, 1989). Новый виток исследований биоты Карского моря (с международным участием) был вызван обнаружением на шельфе водоема месторождений нефти и газа: в 1993 г. состоялся 49-й рейс НИС «Дмитрий Менделеев», 75-й рейс НИС «Дальние Зеленцы» вдоль южного берега Карского моря, в 1994 г. была проведена подробная бентосная съемка в юго-западной части Карского моря на НТС «Помор» (Карское... 2016).

В 1990-е г. были проведены работы по оценке «фоновое» состояния биоты юго-западной части моря (Kiyko, Pogrebov, 1997) и в особенности Байдарацкой губы (Vedenin et al., 2015). В период с 1993 по 1996 г. были проведены исследования в северной части Карского моря на научно-исследовательском ледоколе «Полярштерн» (Институт полярных и морских исследований им. А. Вегенера, Германия). В 1997, 1999, 2000 и 2003 гг. НИС «Академик Борис Петров» работал в районе Обь-Енисейского мелководья, где изучались процессы в системе река–море. В экспедиции 54-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в 2007 г. было исследовано распределение донных сообществ на четырех разрезах в западной и южной частях Карского моря (Карское... 2016).

В 1945 г. Т. С. Пергамент опубликовал список из 1196 видов донной фауны Карского моря. В работе Т.В. Антиповой и В.Н. Семенова (1989) видовой список для юго-западной части моря был представлен 114 видами макрозообентоса, в работе О.А.Кийко и В.Б. Погребова – 170 видов (Kiyko, Pogrebov, 1997). На сегодняшний день общее число свободноживущих беспозвоночных в Карском море составляет 1671 вид, около 80% из них — бентосные виды (List... 2001). В макрозообентосе по числу видов преобладали: ракообразные, моллюски, мшанки и многощетинковые черви (Карское... 2016). Наибольшее видовое разнообразие бентоса отмечено на твердых грунтах и малых

глубинах вдоль Новой Земли, в проливах Карские ворота и Югорский шар (Кiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004). Наименьшее разнообразие характерно для районов, подвергающихся влиянию стока рек Оби и Енисея. Оно также достаточно низко в глубоководных районах Новоземельской впадины.

Наиболее значимыми группами по численности и биомассе в донной фауне Карского моря являются полихеты, двустворчатые моллюски, гастроподы, иглокожие и ракообразные (Карское... 2016). Распределение биомассы бентоса в Карском море в значительной степени зависит от глубины моря, гидродинамических условий и характера донных отложений (Кiyko, Pogrebov, 1997). Области повышенной биомассы бентоса соответствуют относительно мелководным районам с жесткими грунтами и активной гидродинамикой. Противоположные условия сопровождаются минимальными значениями биомассы бентоса. В целом, биомасса бентоса варьирует в Карском море от $1,5 \text{ г/м}^2$ до 400 г/м^2 и более (Кiyko, Pogrebov, 1997). В юго-западной части Карского моря отмечено достаточно высокое видовое разнообразие макробентоса, однако относительно низкая биомасса представителей данной группы (в среднем до 50 г/м^2) (Зенкевич, 1963; Kulakov et al., 2004). В целом в море минимальные биомассы (не больше, чем 10 г/м^2) зарегистрированы в самых глубоких частях Новоземельского желоба и желоба Святая Анна (Зенкевич, 1963; Антипова, Семенов, 1989; Кiyko, Pogrebov, 1997). Самая высокая биомасса бентосных организмов была обнаружена в проливе Карские ворота (по данным разных авторов от 511 г/м^2 до $10\text{--}12 \text{ кг/м}^2$) (Антипова, Семенов, 1989; Kulakov et al., 2004), что связано с массовым распространением в этом районе усоногих раков *Balanus crenatus*, морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*, двустворчатых моллюсков *Hiatella arctica* и полихет *Thelepus cincinnatus* (Антипова, Семенов, 1989).

На мелководьях Карского моря двустворчатые моллюски часто были определяющими в формировании общей биомассы макробентоса (Зенкевич, 1963; Антипова, Семенов, 1989). Средняя биомасса *Bivalvia* в сборах 1975 г. достигала $33,1 \text{ г/м}^2$ (до 72-94% от суммарной биомассы бентоса на станции), в то время как биомасса иглокожих в среднем оставляла $7,5 \text{ г/м}^2$, полихет – $3,8 \text{ г/м}^2$, ракообразных – $1,1 \text{ г/м}^2$ (Антипова, Семенов, 1989). На небольших глубинах на серых песчаных илах отмечена биомасса *Bivalvia* до 300 г/м^2 (Зенкевич, 1963). Характерными представителями двустворчатых моллюсков на мелководьях Карского моря были *Macoma calcarea*, *Astarte borealis*, *Serripes groenlandicus*, *Astarte montagui*, *Macoma moesta*, *Portlandia arctica*, *Astarte crenata*, *Ciliatocardium ciliatum*.

Особенностям рельефа дна, придонной гидродинамике, составу и распределению донных осадков, обилию и характеру пищи соответствуют зоны преобладания

трофических группировок, распределяющиеся по дну водоемов в определенном порядке. В Карском море в западной части трофические зоны располагаются почти параллельными берегу поясами, сменяя друг друга с увеличением глубины моря в строгой последовательности: неподвижные сестонофаги, подвижные сестонофаги, собирающие детритофаги и грунтоеды (Kiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004). В Карском Море наибольшие площади заняты зоной собирающих детритофагов. Зона преобладания грунтоедов расположена главным образом в глубоких частях Новоземельского желоба. Области с преобладанием сидячих сестонофагов окружают узкой полосой побережье Новой Земли, а также расположены в проливах Карские Ворота и Югорский шар. Зона подвижных сестонофагов отмечена вдоль прибрежной зоны Новой Земли, занимая Байдарацкую губу, распространяясь пятнисто вдоль западных и северных побережий Ямала, и отклоняется к северу.

Наиболее подробно описано распределение донных сообществ в юго-западной части Карского моря (Зенкевич, 1963; Антипова, Семенов, 1989; Kiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004) (*Рис. 1*). По данным разных авторов здесь отмечено от 7 до 20 донных сообществ. Расхождения в результатах отдельных исследователей могли быть связаны с различиями в методиках сбора материала (прежде всего со степенью подробности сетки станций), орудиях лова и другими причинами. Доминирующие по биомассе виды в основном представлены иглокожими, двустворчатыми моллюсками и многощетинковыми червями. Так, в 8 из 11 донных биоценозов (*Рис. 2*), выделяемых Т. В. Антиповой (1989), руководящими видами являются двустворчатые моллюски (*Yoldiella intermedia*, *Portlandia*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Ennucula tenuis*, *Macoma calcaria*, *Astarte crenata*, *Astarte borealis*), в 2 – офиуры *Ophiopleura borealis* и *Ophiosten sericeum*, в 1 – усоногие раки *Balanus crenatus*. По данным М. Ю. Кулакова с соавторами (Kulakov et al., 2004) юго-запад Карского моря в основном оккупирован сообществами *Ophiopleura borealis*, *Ophiosten sericeum*, *Astarte borealis*, *Portlandia arctica* и *P. aestuariorum*, в прибрежных районах Новой Земли отмечены сообщества с преобладанием морских ежей *Strongylocentrotus spp.*. В Байдарацкой губе значительной биомассы (до 300 г/м²) достигали в донных сообществах двустворчатые моллюски *Serripes groenlandicus*, *Ciliatocardium ciliatum* и *Astartidae spp.*. До 28% от суммарной биомассы бентоса могли образовывать двустворчатые моллюски *Macoma calcaria*.

Были предприняты попытки связать распределение донных сообществ с условиями среды. В ходе работ у западного побережья п-ва Ямал выявлена ведущая роль летней придонной температуры и структуры донных отложений в распределении доминирующих группировок макрофауны (Vedenin et al., 2015). В районе Обской губы и прилежащих

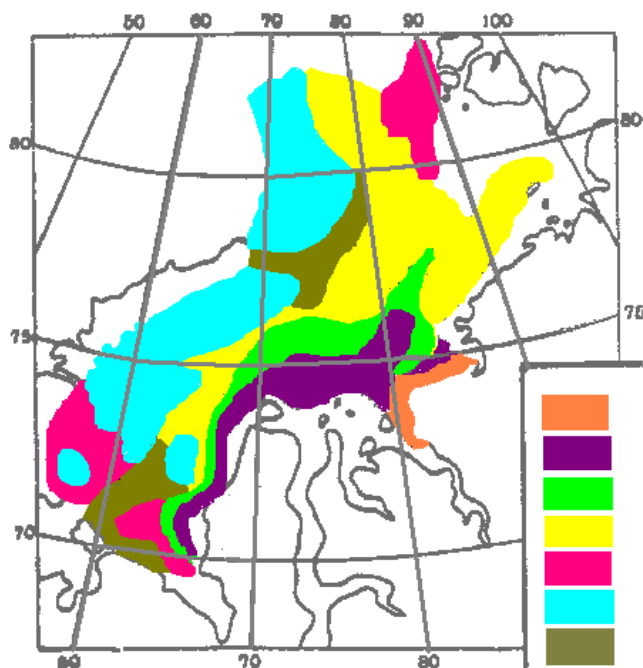


Рис. 1. Схема распределения донных биоценозов Карского моря (Филатова, Зенкевич, 1957). 1 - *Portlandia aestuariorum*; 2 - *Portlandia arctica*; 3 - *Astarte borealis*; 4 - *Ophiocten sericeum*; 5 - *Ophiopleura borealis*; 6 - *Elpidia glacialis* + *Ophiopleura borealis*; 7 - *Spiochaetopterus typicus*.

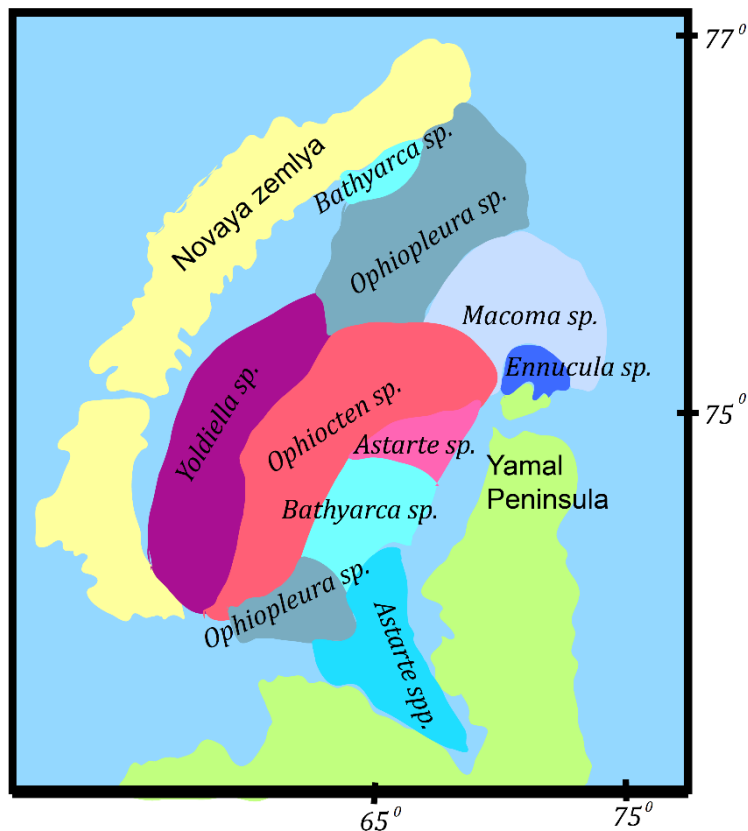


Рис. 2. Распределение биоценозов донной фауны в Карском море (Антипова, Семенов, 1989)

акваториях отмечено последовательное замещение солоноватоводных групп бентоса родственными им формами открытого моря, и соответственно подчёркнута роль солёности в распределении донных организмов.

1.3. Особенности экологии *Macoma calcaria*

Macoma calcaria - широко распространённый бореально-арктический циркумполярный вид двустворчатых моллюсков. География распространения данного вида достаточно обширна, его представители обнаружены во всех северных морях России, в море Бофорта, в Гудзоновом заливе, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, в Атлантическом океане расселяется на юг до Балтийского моря и о-вов Лонг-Айленд, в Тихом океане – до заливов Посьет и Монтерей (Определитель... 1948; Моллюски.... 1987; Наумов, 2006). Для данного вида характерно образование плотных поселений (с биомассой свыше 1 кг/м^2 , а численностью до 500 экз./м^2) на мягких (илистых, песчаных) и смешанных грунтах (Филатова, Зенкевич, 1957; Федяков, 1986; Наумов, 2006; Бритаев et al., 2010; Kamenev et al., 2004). В значительной степени это связано с образом жизни маком, являющихся собирающими детритофагами. Зарываясь в грунт на глубину около 50—70 мм (Евсеев, 1981), они выставляют длинный вводной сифон и круговыми движениями собирают детрит (Моллюски.... 1987). Однако представители данного вида могут переходить и к сестонофагии (Наумов, 2006; Rasmussen, 1973). Животное очень подвижно и часто перемещается с места на место. По отношению к температуре этих моллюсков можно отнести к stenothermным умеренно тепловодным гидробионтам (Наумов, 2006).

Одной из особенностей *Macoma calcaria* является то, что задний конец раковины моллюсков часто обрастает колонией гидроида *Monobrachium parasitum* (Нинбург, 1975; Petersen, 1978). Е. А. Нинбург (1975) отмечал, что эти взаимоотношения следует рассматривать как коменсализм, так как поселясь вблизи сифонов моллюсков, полипы перехватывают пищевые частицы и экскременты маком. Автор указывал, что при таком образе жизни полипы не наносят никакого урона моллюскам. В среднем гидроиды были обнаружены приблизительно на половине обследованных экземпляров моллюсков – их лишены как самые молодые, так и самые старые макомы. Е. А. Нинбург (1975) связывал последнее с тем, что молодёжь не в состоянии обеспечить гидроида необходимым количеством пищи, а крупные экземпляры закапываются так глубоко, что колония полипов погибает, не будучи в состоянии получать пищевые частицы из воды. В то же время работе Г.Х. Петерсена (Petersen, 1978) указано, что для особей с поселившимися на них *Monobrachium parasitum* характерны замедленный рост, меньший размер и

недоразвитость гонад. Максимальные размеры и продолжительность жизни *Macoma calcaria* с гидроидами достигали 22 мм и 14 лет, а у особей без комменсалов - 30 мм и 17 лет.

Диапазон вертикального распределения *Macoma calcaria*, как и переносимых ими условий, достаточно широк. Так, в Белом море моллюски были обнаружены практически повсеместно (за исключением большей части Горла) на глубинах от 1 до 249 м в преимущественно на илисто - песчаных грунтах при температуре воды от -1,5 до 14,4 °С и солености от 22 до 29,3‰, в Воронке – до 34 ‰ (Моллюски.... 1987; Наумов, 2006). Отсутствие данного вида моллюсков в Горле Белого моря может являться свидетельством того, что беломорские популяции изолированы от баренцевоморских (Наумов, 2006). Наиболее плотные поселения *Macoma calcaria* в этой акватории (с биомассой 50-100 г/м² и численностью 160-320 экз./м²) отмечены на глубинах 10-15-20 м (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Федяков, 1983; Бабков, Голиков, 1984; Моллюски.... 1987; Наумов, 2006). Исходя из максималных значений биомасс, оптимальная температура для этого вида составляет около 2 °С, а соленость – 27–28‰ (Наумов, 2006).

Относительно плотные поселения маком отмечены (с численностью до 200 экз./м² и биомассой до 60 г/м²) в Печорском море (Филатова, 1957; Gerasimova et al., 2019). В этом водоеме *Macoma calcaria* были обнаружены на глубинах от 8 до 52,5 м (Gerasimova et al., 2019) при температуре придонного слоя воды в июле-августе от -1,7 до 10,7 °С, и соленостью от 24 до 33,5 ‰. Наибольшие показатели обилия маком были характерны для глубин до 20 м. Закономерности распределения представителей данного вида в Печорском море удалось связать только с характеристиками донных отложений. Так, показатели обилия *Macoma calcaria* были в среднем выше на песчанистых илах (Gerasimova et al., 2019).

Находки *Macoma calcaria* известны для южной части Японского моря на глубинах 200—300 м (Nishimura, 1966). В Охотском, Беринговом морях, на тихоокеанском побережье Камчатки, характеризующихся низкотемпературными условиями, макомы отмечены на мелководных участках с глубинами от 0 до 25 м (Закс, 1929; Ушаков, 1953). В частности моллюски данного вида образуют поселения на илисто-песчаных фациях в пределах среднего горизонта литорали в бухте Нагаева Охотского моря (Ушаков, 1953).

Macoma calcaria играют важную роль в донных сообществах, нередко занимая доминантные и субдоминантные позиции (Филатова, 1957; Антипова, Семенов, 1989; Бритаев et al., 2010; Kiyko, Pogrebov, 1997; Kamenev et al., 2004). В губе Долгой Баренцева моря эти моллюски являлись одним из наиболее часто встречающихся видов - субдоминантов в сообществах (Бритаев et al., 2010). В этой акватории макомы были

обнаружены на станциях со смешанными грунтами в диапазоне глубин от 15 до 95 м и образовывали скопления с плотностью поселения до 32 экз./м² и биомассой до 22,4 г/м². Массовое развитие поселений данного вида моллюсков характерно и для центральной и южной частей Чукотского моря (Филатова, 1957). Здесь биомасса и численность (до 700 г/м² при численности до 300 экз./м²) маком достигает наивысших величин среди других северных морей. В бухте Кратерная (остров Янкич, Курильская гряда) *Macoma calcaria* доминировали в донных сообществах на глубинах 25-40 м на пологих склонах кратера вулкана Ушишир на илистых и песчано-илистых грунтах, в среднем достигая биомассы 450–750 г/м² и численности 200–450 экз./м² (Kamenev et al., 2004). Максимальные показатели обилия (биомасса составляла 1310 г/м², численность - 520 экз./м²) были обнаружены на глубине 35 м.

Информация о жизненном цикле *Macoma calcaria* практически отсутствует. Известно, что эти моллюски раздельнополы (Носкович, Павлова, 2017; Ockelmann, 1958; Oertzen, 1972). В зависимости от условий обитания сроки нереста маком могут достаточно сильно сдвигаться: в Балтийском море – нерест в зимние и весенние месяцы (Oertzen, 1972), у берегов Гренландии – в летние месяцы (Thorson, 1936). В частности в заливе Диско у западного побережья Гренландии макомы нерестились с конца июня до конца июля (Petersen, 1978). Известно, что в неблагоприятных условиях представители данного вида способны размножаться не каждый год, последнее обнаружено у моллюсков в Гренландском море (Ockelmann, 1958). Половозрелости макомы в Баренцевом море достигали при размерах раковины от 4,8 до 8,4 мм.

Данные о размерах яйцеклеток *Macoma calcaria* значительно разнятся. В литературе встречается информация о диаметре зрелых яиц 95 мкм в водах Гренландии и Балтийском море (Ockelmann, 1958; Oertzen, 1972), по другим данным в водах Гренландии размер зрелых ооцитов достигает 170 мкм (Thorson, 1936) и около 200 мкм в Белом море (Наумов, 2006). Развитие *Macoma calcaria* предположительно происходит с метаморфозом с пелагической планктотрофной личинкой (Наумов, 2006; Oertzen, 1972).

Для *Macoma calcaria* известны параметры уравнений, описывающих зависимость массы особей (W, г) от длины раковины (L, мм) ($W=aL^b$) в разных частях ареала (Лисицына et al., 2017; Petersen, 1978). До недавнего времени была лишь одна работа, где приводились параметры такого уравнения для маком, обитающих в водах Западной Гренландии (Petersen, 1978). Однако оказалось, что при использовании данной модели для определения индивидуальных весов *Macoma calcaria*, собранных в северных морях, расчетные величины массы моллюсков в 3-4 раза превышали фактические оценки. Поэтому были определены параметры размерно-весовых уравнений для *Macoma calcaria*,

обитающих в Белом, Баренцевом, Карском и Лаптевых морях (Лисицына et al., 2017). Статистически значимых различий между построенными зависимостями не обнаружено. Общее уравнение имело вид $W=0,00011L^{2,969}$, а модель Петерсена признана ошибочной.

Не смотря на широко распространение *Macoma calcaria* в северных морях и их способность к формированию весьма плотных поселений (100 и более экз./м²) в верхней сублиторальной зоне (Наумов, 2006; Petersen, 1978), структурные характеристики локальных агрегаций (поселений) данного вида до сих пор остаются весьма слабо изученными. Долговременные (более 20 лет) наблюдения за структурой поселений маком предприняты лишь на Белом море (Герасимова, 2001; Герасимова, Максимович, 2009; Лисицына et al., 2017). Для других арктических регионов наиболее известна только одна работа, связанная с кратковременным (в течение 3 лет) исследованием особенностей жизненного цикла *Macoma calcaria* в прибрежных водах Западной Гренландии (Petersen, 1978). Исследователем отмечена нерегулярность пополнения поселений маком и, как следствие, доминирование отдельных генераций. При этом в один и тот же год наблюдений в разных местообитаниях преобладали представители разных поколений.

Многолетние наблюдения за структурой беломорских поселений *Macoma calcaria* проводились на трех участках, расположенных на глубинах от 5 до 40 м (Лисицына et al., 2017). На глубинах менее 20 м представители данного вида формировали многовозрастные поселения, обычно включающие особей не менее 5-6 возрастных групп. При этом наблюдалось как почти равномерное распределение моллюсков по возрастным группам, так и явное доминирование представителей отдельных генераций. Максимальные размеры *Macoma calcaria* в обоих биотопах достигали 24-29 мм, при этом особей размерами более 15 мм (возраст не меньше 6 лет) было обнаружено мало. На глубинах около 40 м размерно-возрастная структура поселения маком оказалась смещена в сторону преобладания особей младших возрастных групп – большую часть наблюдений практически отсутствовали моллюски старше 3 лет и размерами более 10 мм. Для поселений маком на всех участках были характерны значительные межгодовые изменения показателей обилия и размерно-возрастного состава. При этом синхронности в многолетней динамике размерной (или возрастной) структуры поселений *Macoma calcaria* в разных местообитаниях выявить не удалось. Наибольшими флуктуациями год от года на всех участках отличалась численность сеголеток (особей, пополнивших поселение в предыдущем году и не достигших возраста одного года к моменту исследования). Их доля в суммарной численности поселений варьировала от 0 до почти 80 %. Появление значительного числа сеголеток (успешное пополнение) в поселениях маком, за редким исключением, наблюдалось на фоне весьма низкой численности особей других

возрастных групп. Перерывы в успешном пополнении поселений маком могли достигать от 2х до 4-7 лет. В результате на протяжении нескольких лет наблюдалось доминирование представителей отдельных генераций. В качестве основной причины межгодовых колебаний численности сеголеток предположены известные для двустворчатых моллюсков конкурентные отношения взрослых особей и молоди.

Многолетние наблюдения за динамикой структуры поселений *Macoma calcaria* на Белом море позволили оценить показатели элиминации особей в возрастных группах (Лисицына et al., 2017). Среднегодовая скорость смертности составила $0,37 \text{ год}^{-1}$, и результаты в принципе соответствовали единственному ранее известным аналогичным данным для поселений маком в прибрежных водах Западной Гренландии (Petersen, 1978). В работе Г. Х. Петерсена (Petersen, 1978) годовой уровень смертности модельно рассматривался как константа экспоненциального уравнения и в разных местообитаниях залива Диско (западное побережье Гренландии) варьировал от 0,2 до $0,58 \text{ год}^{-1}$. Следует отметить, что в беломорских поселениях вида в разных возрастных группах скорость элиминации менялась почти в десять раз - от 0,06 до $0,67 \text{ год}^{-1}$, при этом наблюдалось U-образное изменение величины показателя (Лисицына et al., 2017). Наиболее высоким уровнем смертности отличались моллюски в возрасте 1 года и в возрасте 5 лет. Относительно низкая скорость элиминации оказалась характерна для маком в возрасте 3-4 лет.

Сведений о линейном росте и продолжительности жизни *Macoma calcaria* в разных районах их распространения крайне мало. Известно, что в Баренцевом и Карском морях максимальная продолжительность жизни маком составляет около 15 лет (Антипова, 1979). Близкие величины указывал для *Macoma calcaria* из залива Диско в своей работе Г.Х. Петерсен (Petersen, 1978) – 14-17 лет при достаточно медленном среднегодовом приросте – около 1,5 мм. Максимальные размеры *Macoma calcaria* в Белом море (24-29 мм) оказались близки к показателям известным для других районов распространения данного вида, продолжительность жизни беломорских маком была существенно короче – 8-9 лет, а среднегодовая скорость роста выше в 1,5-2 раза (Лисицына et al., 2017). Внутрипопуляционная гетерогенность характера роста *Macoma calcaria* в Белом море была выражена очень слабо (Лисицына et al., 2017). Аналогичные данные были получены и при анализе внутрипопуляционной вариабельности роста маком в Печорском море (Gerasimova et al., 2019). В этой акватории максимальная длина моллюсков составила 30 мм (предположительно возраст 15 лет). При этом *Macoma calcaria* отличались весьма низкой скоростью роста на ранних этапах развития. Средняя длина раковины в первый год жизни составляла всего 1,2 мм, а длина двухлетней особи в среднем 2,7 мм. Близкие

показатели известны и из работы Г.Х. Петерсена (Petersen, 1978) для маком из западной Гренландии – моллюски в первый год жизни не достигали в размерах и 1 мм.

Глава 2. Материалы и методы

Материалы для данной работы были собраны на 119 станциях в ходе двух морских экспедиций на борту НИС «Дальние Зеленцы» в августе-сентябре 2012-2013 годов в юго-западную часть Карского моря (Рис.3). Сбор материала произведен дночерпателем Ван-Вина с площадью пробоотбора 0,1 м² в трехкратной повторности. Пробы были промыты через сито с размером ячеек 0,7 мм, разобраны и зафиксированы 75% раствором этилового спирта. В каждой пробе пойманные представители макробентоса определены в большинстве случаев до вида, оценены их численность и биомасса (с точностью до 0,001 г). Эта часть работы выполнена коллективом сотрудников кафедр ихтиологии и гидробиологии и зоологии беспозвоночных (5 человек). Я принимала участие лишь в ревизии полученных данных, включающей повторный пересмотр части материала (в том числе и повторную видовую идентификацию пойманных животных). Из проб были отобраны особи *Macoma calcaria* для дальнейшей обработки.

Анализ абиотических характеристик станций включал результаты океанографического зондирования (определение в придонном слое воды следующих показателей: температура, соленость, растворенный кислород, pH) и оценку гранулометрического состава донных отложений (Приложение, Табл. 1). Определение гранулометрического состава грунта проведено по стандартной методике (Петелин, 1967; Гуревич, 1986). Данные по абиотическим характеристикам станций были мне предоставлены научным руководителем.

Сравнение станций по абиотическим и биотическим показателям, а также изучение сопряженности в распределении отдельных видов проведены с использованием кластерного анализа и метода многомерного шкалирования (MDS). Биотические показатели включали численность (в долях) и биомассу (в долях) представителей макробентоса. В качестве меры сходства между описаниями выбрано расстояние Евклида (абиотические показатели) и коэффициент сходства Брэя-Кертиса (биотические показатели). Достоверность результатов классификационных процедур проверено с помощью анализа Anosim. Для оценки вклада отдельных переменных в различия групп станций использован анализ Simper. Объединение элементов матрицы в группы (кластеры) осуществлено с помощью невзвешенного парногруппового метода (Clarke, Warwick, 1994; Quinn, Keough, 2002).

Изучение связи распределения абиотических характеристик и количественных показателей *Macoma calcaria* проведено с применением корреляционного анализа

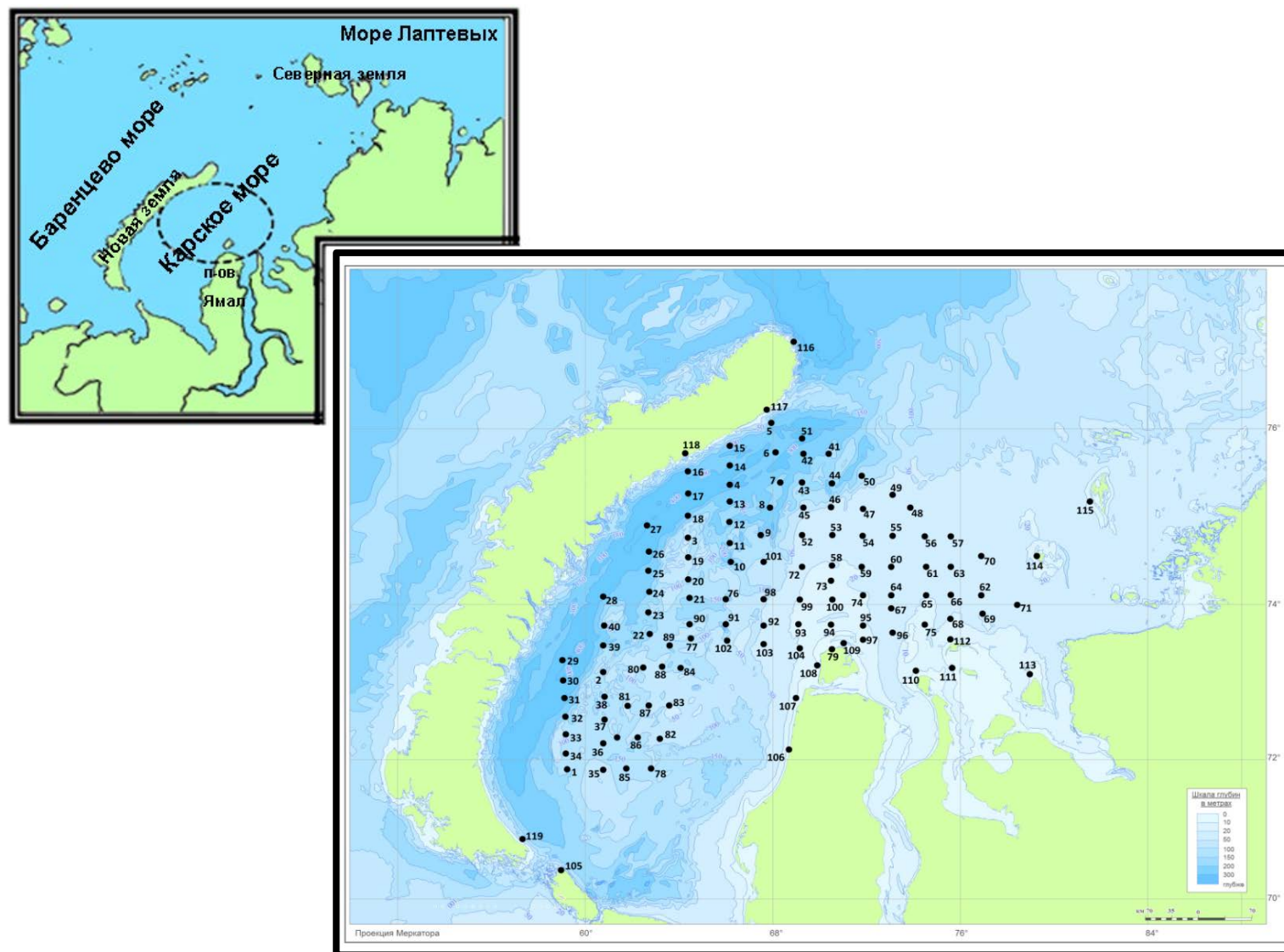


Рис. 3. Карта-схема района исследования. 1-104 – станции 2012 года, 105-119 – станции 2013 года.

(коэффициент ранговой корреляции Спирмена (уровень значимости $\alpha \leq 0,05$)) и теста Мантеля (Legendre, Legendre, 2012).

Анализ сопряженности в распределении *Macoma calcaria* и отдельных представителей макробентоса был осуществлен только для часто встречающихся видов (встречаемость более 50 % на станциях обнаружения маком) (Приложение, Табл. 2, 3). Помимо классификационных процедур был применен корреляционный анализ: определены коэффициенты корреляции Пирсона и ранговой корреляции Спирмена (уровень значимости $\alpha \leq 0,05$). При расчете коэффициентов парной корреляции Пирсона использованы трансформированные данные (с помощью квадратного корня). Все расчеты проведены с помощью программ Past3, Statistica v.10, пакета Primer v.6.

Все особи *Macoma calcaria* в пробах были измерены с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм, их возраст и характер линейного роста определен в результате анализа внешней морфологии раковины (Рис. 4) (Приложение, Табл. 4).

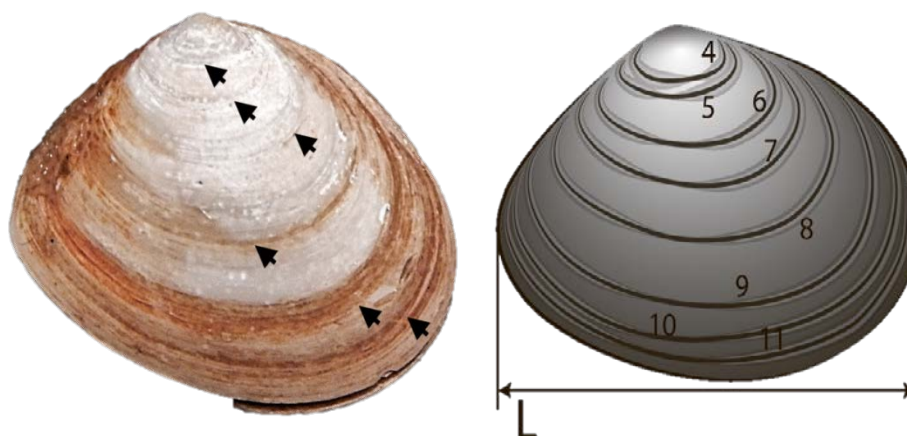


Рис. 4 *Macoma calcaria* (Gmelin). Стрелками отмечены ростовые кольца; L - общая длина особи, 4-11 – ростовые кольца

Возможность использования внешней морфологии раковины Bivalvia для определения их возраста не раз подвергалась сомнениям (Золотарев, 1989; Максимович, Герасимова, 2004; MacDonald, Thomas, 1980; Thompson et al., 1980; Murawski et al., 1982). Известны трудности в оценке возраста *Macoma calcaria* по наружным кольцам (Petersen, 1978). В настоящее время существует множество способов определения возраста двустворчатых моллюсков: прямые экспериментальные наблюдения, физико-химические методы, изучение на раковинах меток сезонной периодичности роста или анализ размерной структуры поселений (Золотарев, 1989; Методы... 1990). С конца 20 века

весьма перспективными для определения возраста *Bivalvia* стали именно физико-химические методы (Золотарев, 1989). Эти методы в основном применялись для определения абсолютного возраста некоторых видов двустворчатых моллюсков путем подтверждения годичного характера образования меток во внутренних слоях раковины (Золотарев, 1989; Witbaard, 1996; Khim, 2001; Khim, 2002; Khim et al., 2003; Ambrose et al., 2006; Kilada et al., 2007; Cardoso et al., 2013). Однако трудоемкость и достаточная дороговизна таких процедур значительно осложняет применение данных методов при обработке большого количества материала. Поэтому определение возраста по внешней морфологии раковины *Bivalvia* до сих пор остается наиболее общепринятым и широко распространенным методом (Золотарев, 1989; Методы... 1990). В основе анализа лежит одно явление - изменение характера отложения вещества раковины при изменении условий роста моллюсков. Известно, что в умеренных и высоких широтах на раковинах моллюсков формируются выраженные ростовые метки, что логично связывать с длительным зимним неблагоприятным для роста организмов периодом (как по температурному режиму, так и условиям питания) (Золотарев, 1974; Золотарев, Селин, 1983; Золотарев, 1989). У моллюсков, на раковине которых формируются сезонные метки роста, возраст особей оценивается в результате простого подсчета колец нарастания. Ряд исследователей предлагали описания критериев, позволяющих достаточно уверенно различать дополнительные кольца среди годовых (Pannella, MacClintock, 1968; Kennish, Olsson, 1975; Taylor, Brand, 1975). Возможность использования внешней морфологии раковины *Macoma calcaria* показана для представителей вида в Белом и Печорском морях (Лисицына et al., 2017; Gerasimova et al., 2019).

При реконструкции группового роста двустворчатых моллюсков весьма часто используется линейная модификация уравнения Берталанфи:

$$L_t = L_{\infty}(1 - \exp^{-k(t-t_0)})$$

где L_t – средняя длина раковины особей в возрасте t , мм; L_t , L_{∞} , k и t_0 – коэффициенты.

Однако эта модель не подходит для аппроксимации неполных возрастных рядов, когда отсутствует информация о замедлении скорости роста на поздних этапах онтогенеза. Поэтому мы использовали модель Берталанфи только при построении онтогенетической модели роста *Macoma calcaria*.

Для изучения вариабельности скорости роста маком в исследуемом районе построены индивидуальные и групповые возрастные ряды. Индивидуальные возрастные ряды составлены путем измерения для отдельной особи размеров в периоды условно

«зимних» остановок роста. Всего ростовые метки были измерены у 156 особей. Групповые возрастные ряды построены в результате усреднения показателей индивидуального роста на станциях.

Сравнение возрастных рядов было осуществлено в ходе анализа остаточных дисперсий относительно моделей роста (Максимович, 1989). Данный метод позволяет свести анализ десятков возрастных рядов к рассмотрению нескольких (2-3) групповых моделей. В качестве модели роста из-за онтогенетической неполноты полученных данных использовали уравнение прямой линии:

$$L_t = a + bt \quad \text{где } a \text{ и } b \text{ – константы}$$

Метод сравнения рядов состоял в сопоставлении величин остаточной дисперсии, получаемых при описании каждого из двух сравниваемых возрастных рядов собственной кривой роста ($S_1^2 = (SS_1 + SS_2)/(n_1 - 3 + n_2 - 3)$) и при проведении аналогичных расчетов по общему уравнению ($S_2^2 = SS/n_1 + n_2 - 3$). Достоверность различий дисперсий оценивалась по критерию Фишера $F = S_2^2 / S_1^2 > F_{кр}$. В качестве меры расстояния между сравниваемыми возрастными рядами брали отношение F-критерия к его критическому значению ($F_{кр}$). Результаты сравнения каждой пары рядов представлялись в виде матрицы, исследования которой осуществлялось с использованием кластерного анализа. В матрице все величины меньше 1 свидетельствовали о том, что на выбранном уровне значимости (в данной работе - $\alpha < 0,05$) различия между рядами случайны. Объединение элементов матрицы осуществлялось на основе взвешенного парногруппового метода. Конечные результаты классификации для наглядности были изображены в виде дендрограммы. Расчеты выполнены по оригинальным программам, составленным Н.В. Максимовичем и Т.С. Ивановой. По итогам классификации построены групповые возрастные ряды. Последние получены в результате усреднения размеров раковины в периоды зимних остановок роста у особей кластера, характер роста которых не имел достоверных отличий.

Поскольку надежность определения возраста *Bivalvia* по наружной морфологии раковины не раз подвергалась вполне оправданным сомнениям (Petersen, 1978), дополнительно были предприняты попытки оценить возраст *Macoma calcaria* по внутренним меткам роста – по спилам раковины (Рис. 5). Годичная природа внутренних меток роста колец у представителей данного вида была подтверждена работами изотопным методом (Khim et al., 2003). Для изготовления спилов правые створки раковин маком были залиты в эпоксидную смолу (чтобы избежать крошения), распилены от вершины к

наиболее удаленному краю с помощью прецизионного отрезного станка с низкой скоростью резки DTQ-5, спилы отшлифованы (на шлифовально-полировальном станке МР-2) и отполированы. Под биноклем был произведен подсчет меток роста на спилах подмакушечных зубов замка. Всего таким образом были обработаны раковины 23 особей.

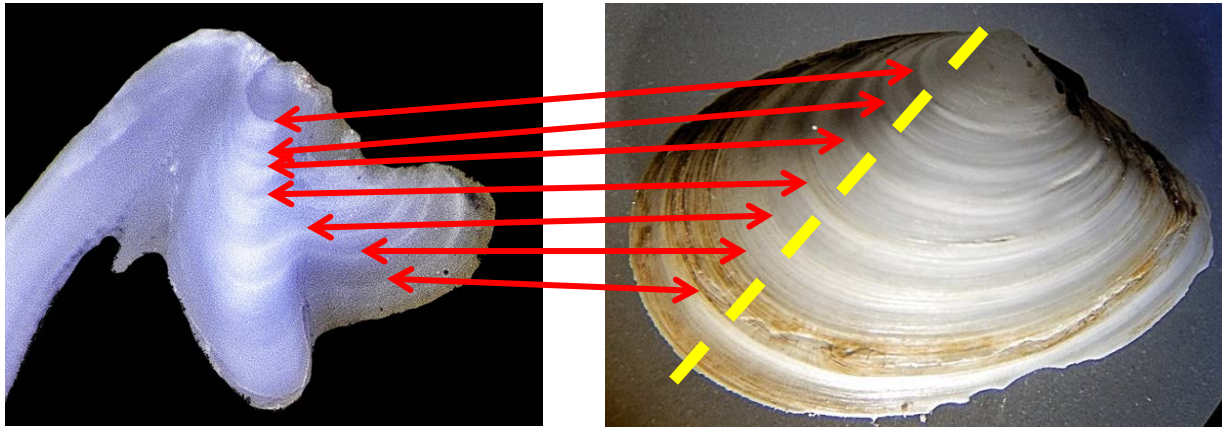


Рис. 5. Определение возраста *Macoma calcaria* из Карского моря по спилам раковины. Возраст особи 10 лет, длина раковины 19 мм; прерывистая линия на рисунке слева показывает направление распила раковины; стрелками показано соответствие колец на спиле и на наружной поверхности раковины; на спиле можно различить 10 линий.

Глава 3. Результаты исследований

Анализируемый район расположен в юго-западной части Карского моря на глубинах от 4 до 415 м (см. *Рис. 3, Табл. 1*). В составе донных отложений рассматриваемой акватории преобладали алевриты (частицы размером менее 0,1 мм) (в среднем 77 %) и мелкий песок (17 %). Гидролого-гидрохимические показатели придонных вод на станциях (см. *Табл. 1*) в принципе соответствовали известным по литературе аналогичным данным для изучаемого района (Добровольский, Залогин, 1982).

В пределах рассматриваемого полигона всего было обнаружено 428 видов донных беспозвоночных, относящихся к 11 типам (*Табл.2*).

Наиболее подробная съемка макробентоса была предпринята в 2012 году – 104 станции. В 2013 году сбор материала в основном был приурочен к наиболее мелководным районам Карского моря (станции 105-119, глубины 4-15 м), не всегда удалось собрать по 3 повторности на станцию из-за особенностей рельефа (валуны, скалы), несколько станций располагались на значительном удалении от основного полигона (см. *Рис.3*). Поэтому в анализ сходства описаний станций по биомассе макробентоса были включены все станции 2012 года и только 4 станции (NN 110-113) 2013 года. При сравнении станций по биомассе (в долях) отдельных представителей макробентоса (кластерный анализ) некоторые таксоны были объединены в группы более высокого таксономического ранга (до рода, семейства, отряда и т.п.). Результаты классификации были подвергнуты процедуре SIMPROF (Clarke et al., 2008), позволяющей оценить уровень достоверности выявленных группировок. В итоге мы анализировали только достоверно выделяемые кластеры (*Рис. 6*). В результате было выделено 17 группировок станций, как правило, различающихся по доминирующим по биомассе видам (*Рис.7*). Только в четырех кластерах (9-12) преобладали представители одного и того же рода – двустворчатые моллюски *Astarte sp.* Данный род объединял как представителей относительно прибрежных районов *Astarte borealis*, *Astarte montagui*, так и обитателей более глубоководных районов – *Astarte crenata*. Поэтому неслучайны различия в структуре бентоса этих четырех кластеров. Все выделенные 17 группировок мы рассматривали как отдельные сообщества макробентоса.

Для выявления абиотических характеристик, лучше всего объясняющих такое распределение биоты в анализируемом районе Карского моря, была использована процедура BEST пакета Primer v. 6, позволяющая из всего множества внешних (в данном случае абиотических) по отношению к биоте переменных выделить наиболее значимые. Из рассматриваемых абиотических характеристик были исключены данные по температуре и содержанию кислорода в придонной воде. Исключение температуры

Табл. 1. Средние (Average \pm SE) характеристики гранулометрического состава грунта и придонного слоя воды в районе исследования, а также размахи их колебаний (R) (Мин-Макс), SE - стандартная ошибка

Показатели	Average \pm SE	R
Глубина (м)		4-415
Галька >10 мм	0,13 \pm 0,09	0-10,6
Гравий 10-1 mm	0,84 \pm 0,59	0-70,2
Грубый песок 1-0,5 мм	0,54 \pm 0,17	0-14,7
Средний песок 0,5-0,25 мм	2,7 \pm 0,71	0-67
Мелкий песок 0,25-0,1 мм	16,45 \pm 2	0,3-82
Алевриты 0,1-0,005 мм	76,49 \pm 2,58	0-97,6
Пелиты <0,005 мм	1,54 \pm 0,16	0-97,6
Температура ($^{\circ}$ C)	0,86 \pm 0,26	-1,6-+6,8
Соленость (‰)	33,23 \pm 0,12	29,7-34.5
Кислород (мл/л)	7,36 \pm 0,04	6,1-8,7
pH	8,06 \pm 0,01	7,9-8,3

Табл. 2. Количество обнаруженных на исследуемом участке видов макробентоса в отдельных систематических группах.

Тип	Систематические категории	Число видов
Annelida	Класс Oligochaeta	1
	Класс Polychaeta	115
Arthropoda	Класс Cirripedia	3
	Класс Ostracoda	1
	Класс Ручногониды (Pantopoda)	8
	Отряд Amphipoda	54
	Отряд Cumacea	24
	Отряд Decapoda	4
	Отряд Isopoda	7
	Отряд Mysidacea	1
	Отряд Tanaidacea	1
Bryozoa	-	59
Cephalorhyncha	Класс Priapulida	4
Chordata	Класс Ascidiacea	9
Cnidaria	Класс Anthozoa	9
	Класс Hydrozoa	14
Echinodermata	Класс Asteroidea	3
	Класс Crinoidea	1
	Класс Echinoidea	1
	Класс Holothurioidea	7
	Класс Ophiuroidea	8
Mollusca	Класс Aplacophora	1
	Класс Bivalvia	46
	Класс Gastropoda	32
	Класс Polyplacophora	1
	Класс Scaphopoda	1
Nemertea	-	2
Porifera	-	2
Sipuncula	-	9
Итого		428

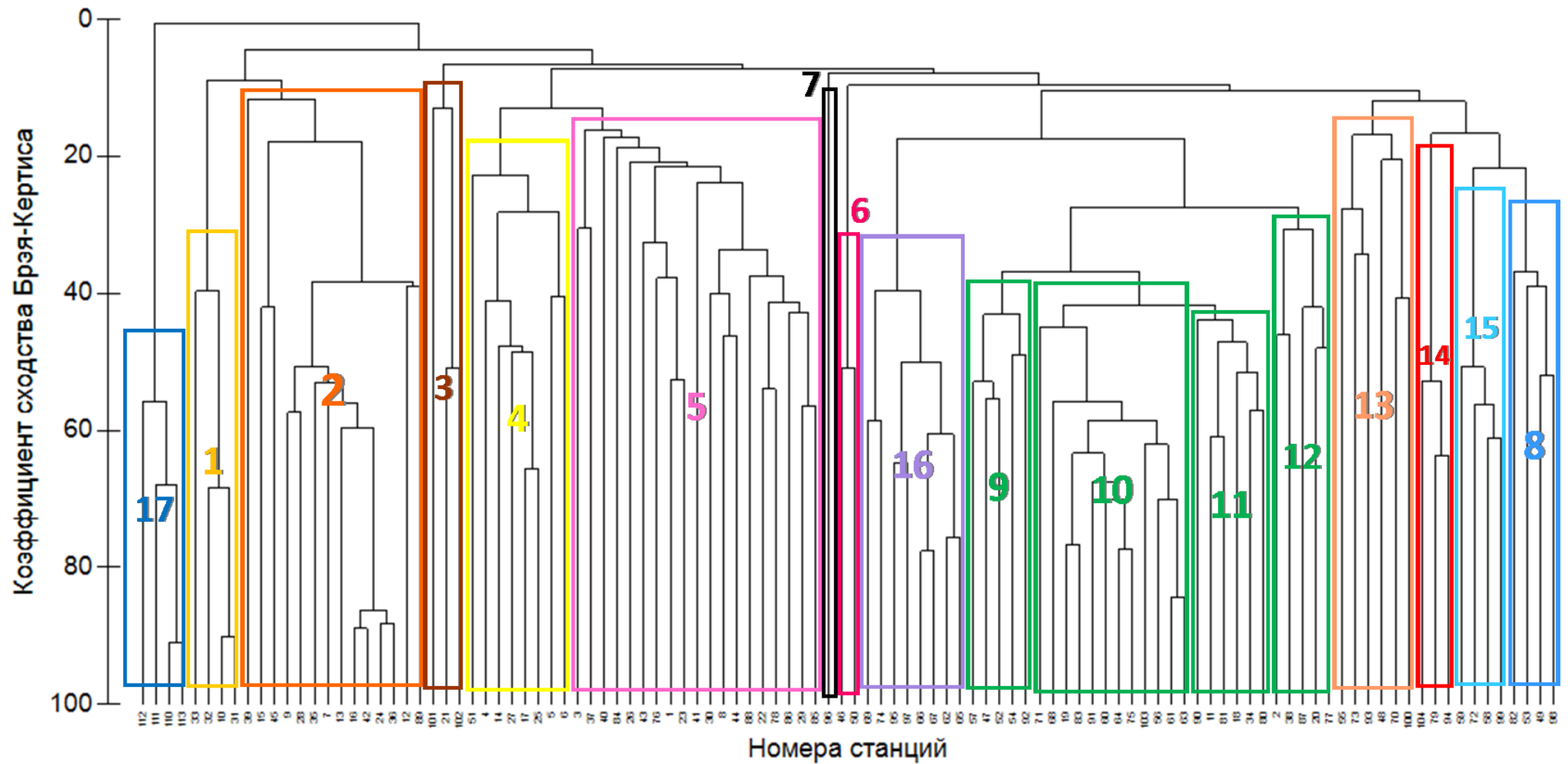


Рис. 6. Сходство станций по биомассе (в долях) таксонов макробентоса. 1-17 достоверно выделяемые кластеры

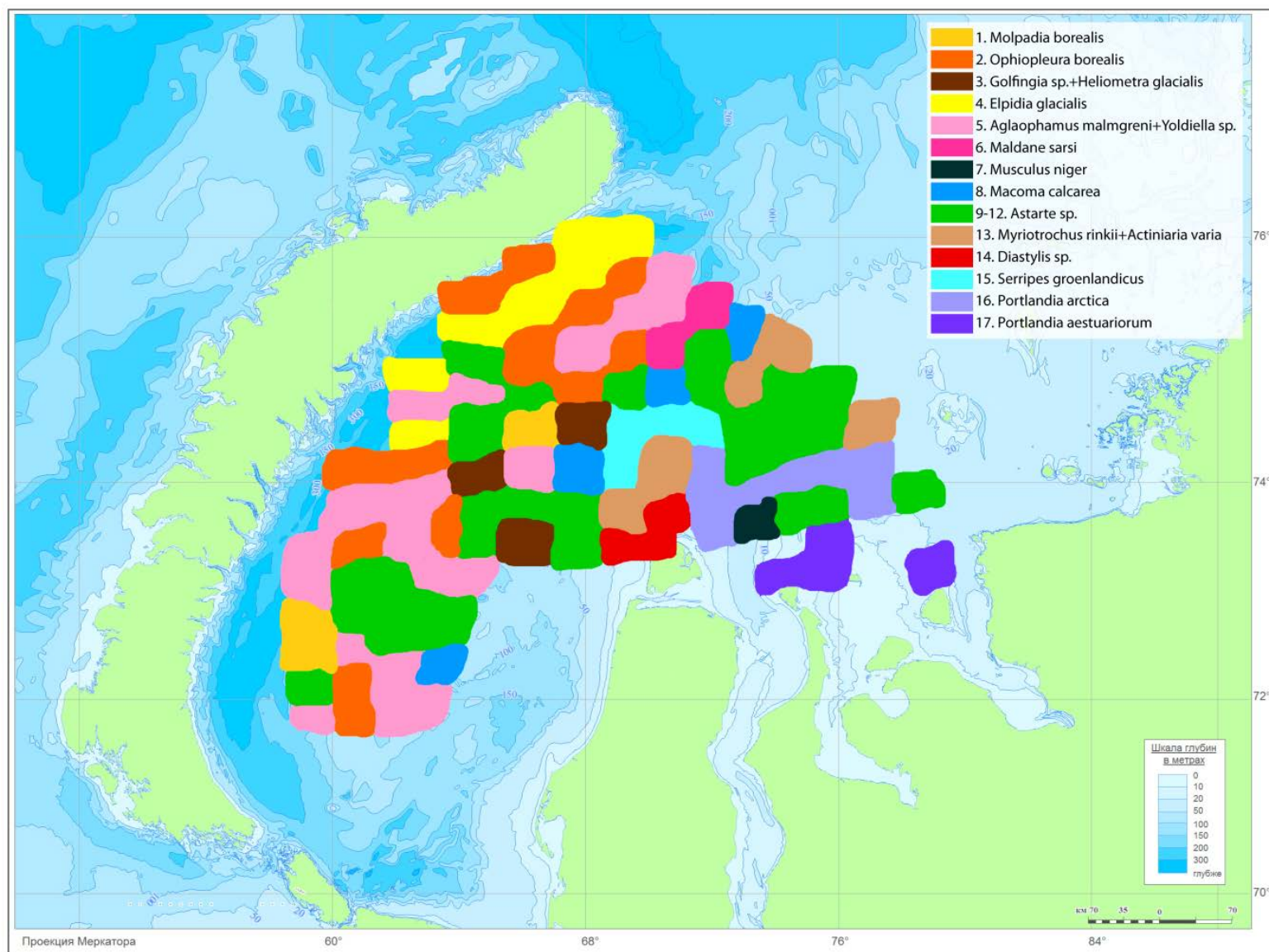


Рис. 7. Карта-схема распределения донных сообществ в юго-западной части Карского моря

связано с широким диапазоном дат при сборе материала, а содержание кислорода напрямую зависело от температуры. В результате выполнения процедуры BEST были выявлены несколько сочетаний абиотических показателей, наилучшим образом объясняющих гетерогенность распределения бентоса (Табл. 3). Корреляции были статистически значимы, но не выше 0,6. Наилучшими сочетаниями абиотических показателей для структуры бентоса (максимальный коэффициент корреляции Спирмена) оказались:

- соленость+глубина+доля фракции грубого песка;
- соленость+глубина+доля фракции грубого песка+доля фракции глинистых илов (пелитов);
- соленость+глубина.

В одном из выделенных сообществ *Macoma calcaria* доминировали по биомассе (27 % от суммарной биомассы сообщества), а в двух других – играли роль субдоминанта (12 и 20 % от суммарной биомассы сообщества) (сообщества *Astarte sp.* и *Serripes groenlandicus* соответственно) (Рис. 8, Табл. 4). Эти сообщества отмечены на глубинах 30-50 м преимущественно в илистых биотопах (доля алевритов в грунте составила 80 % и выше) (см.Табл. 4).

3.1. Распределение *Macoma calcaria*

В целом *Macoma calcaria* были найдены на 37 станциях изучаемого полигона на глубинах от 4 до 190 м (Рис.9) (Приложение, Табл. 5). Почти 98 % гранулометрического состава грунта этих станций приходилось на мелкозернистую фракцию (частицы размером менее 0,25 мм), в основном представленную алевритами (около 80 %) и мелким песком (в среднем около 20 %). Температура воды на этих станциях составляла от -1,6 до 6,4°C, а соленость - 30,6 – 33,8‰. Средние численность и биомасса маком на станциях оказались не высоки, достигая около 28 экз./м² (при колебаниях от 3,3 до 120 экз./м²) и 21 г/м² (при колебаниях от 0,03 до 86,2 г/м²) соответственно. Точность учета *Macoma calcaria* на станциях колебалась от 4 до 100 %, и лишь для 10 станций была менее 50%. Максимальные показатели обилия моллюсков были отмечены на глубине 42,5 м (станция 103) - 120 экз./м² и 86 г/м² (см. Рис. 9, Рис. 10). Макомы доминировали по биомассе среди представителей макробентоса на 11 станциях (из 37), достигая 16 - 44 % от суммарного показателя.

Основные запасы *Macoma calcaria* оказались приурочены к станциям с глубин 19-53 м (численность 3-120 экз./м², биомасса – 0,03 – 86 г/м²), мельче и глубже находки данного вида были эпизодичны. Именно эти станции (всего 28 станций) были выбраны

Табл. 3. Результаты процедуры Best

Сочетания абиотических переменных	Ранговый коэффициент корреляции Спирмена
соленость+глубина+доля фракции грубого песка	0,550
соленость+глубина+доля фракции грубого песка+доля фракции глинистых илов (пелитов)	0,532
соленость+глубина	0,529
соленость+глубина+доля фракции грубого песка+доля фракции галечника	0,527
соленость+глубина+доля фракции грубого песка+доля фракции гравия	0,523
соленость+глубина+ доля фракции гравия	0,520
соленость+глубина+доля фракции грубого песка+доля фракции глинистых илов (пелитов)+ доля фракции гравия	0,514
соленость +доля фракции грубого песка	0,513
соленость+глубина+доля фракции грубого песка+доля фракции глинистых илов (пелитов)+ доля фракции галечника	0,511
соленость+глубина+доля фракции глинистых илов (пелитов)+ доля фракции гравия	0,508

Табл. 4. Некоторые характеристики макробентоса и абиотических условий в сообществах, где *Macoma calcaria* является доминирующим видом или субдоминантом.

Характеристики	Доминирующие по биомассе виды	
	<i>Macoma calcaria</i>	<i>Astarte sp.</i> , <i>Serripes groenlandicus</i>
Суммарная численность макробентоса, экз./м ²	220-756	410-1100
Суммарная биомасса макробентоса, г/м ²	38-132	60-400
Численность <i>Macoma calcaria</i> , экз./м ²	26-63	3-97
Биомасса <i>Macoma calcaria</i> , г/м ²	7-41	0,03-47
Глубина, м	30-53	33-42
Доля алевритов в грунте, %	82-93	77-97

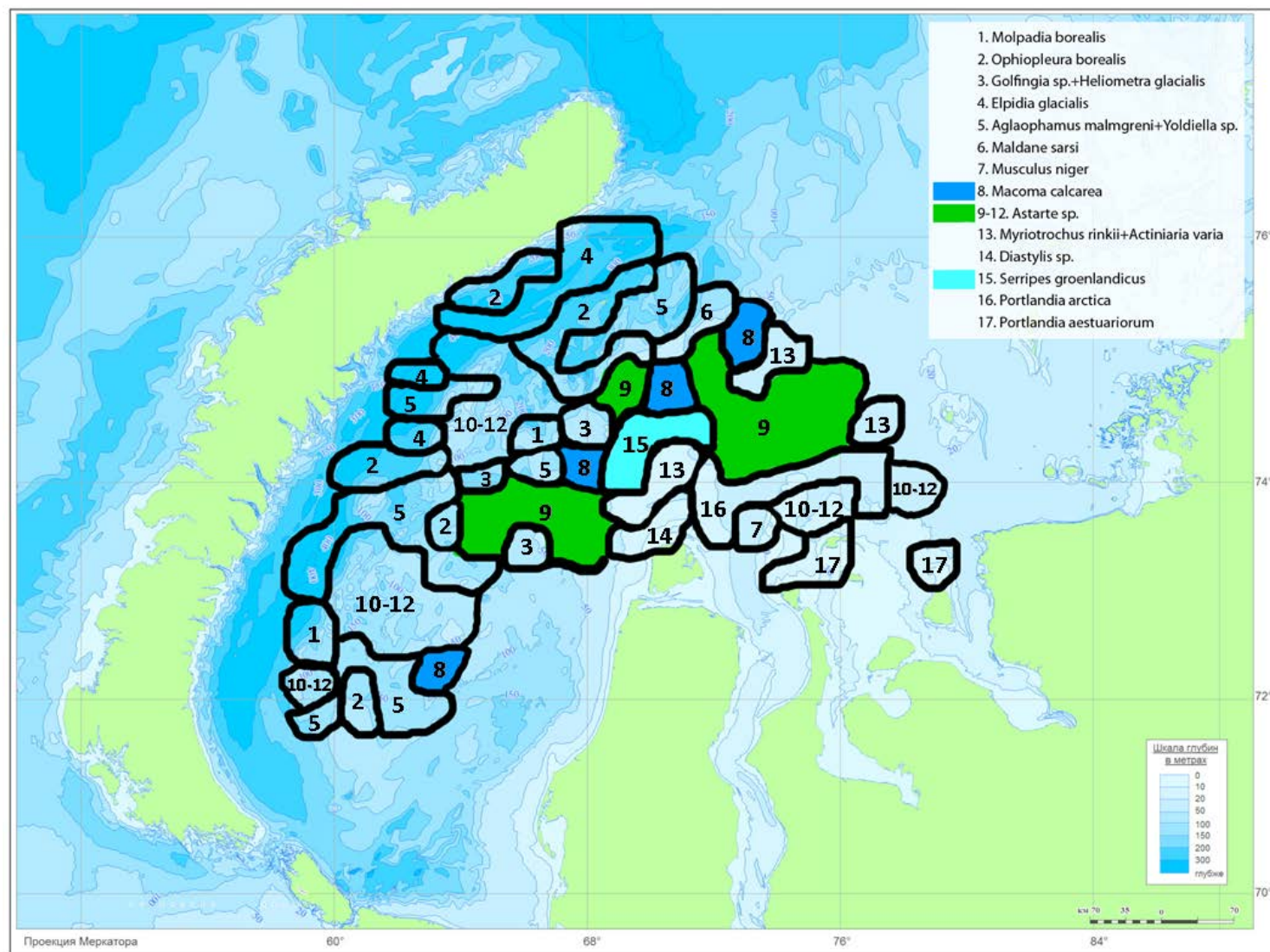


Рис. 8. Карта-схема распределения донных сообществ, в которых *Macoma calcarea* была доминантным (8) или субдоминантным (9, 15) ВИДОМ.

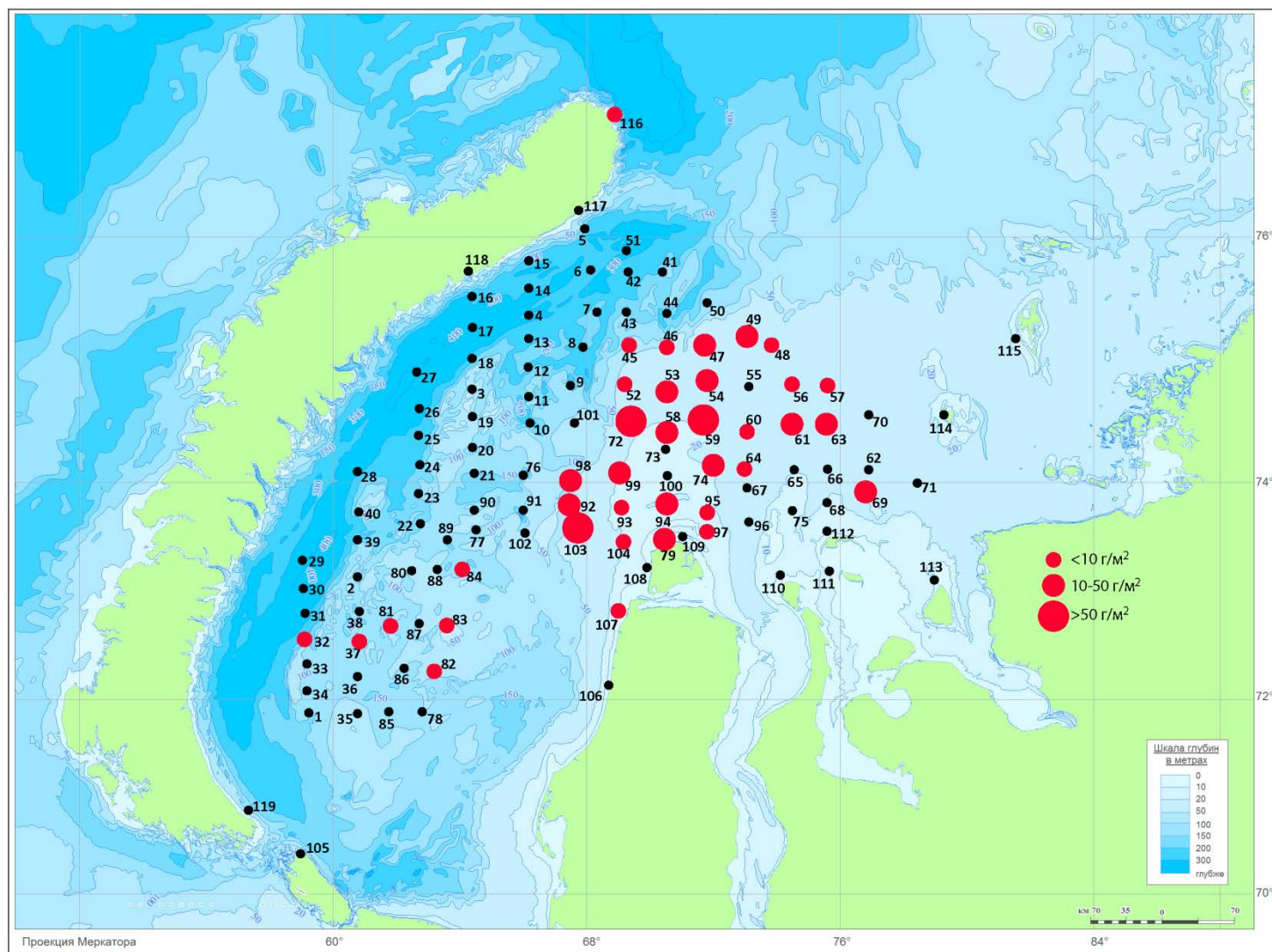


Рис. 9. Распределение биомассы *Macoma calcaria* в районе исследования.

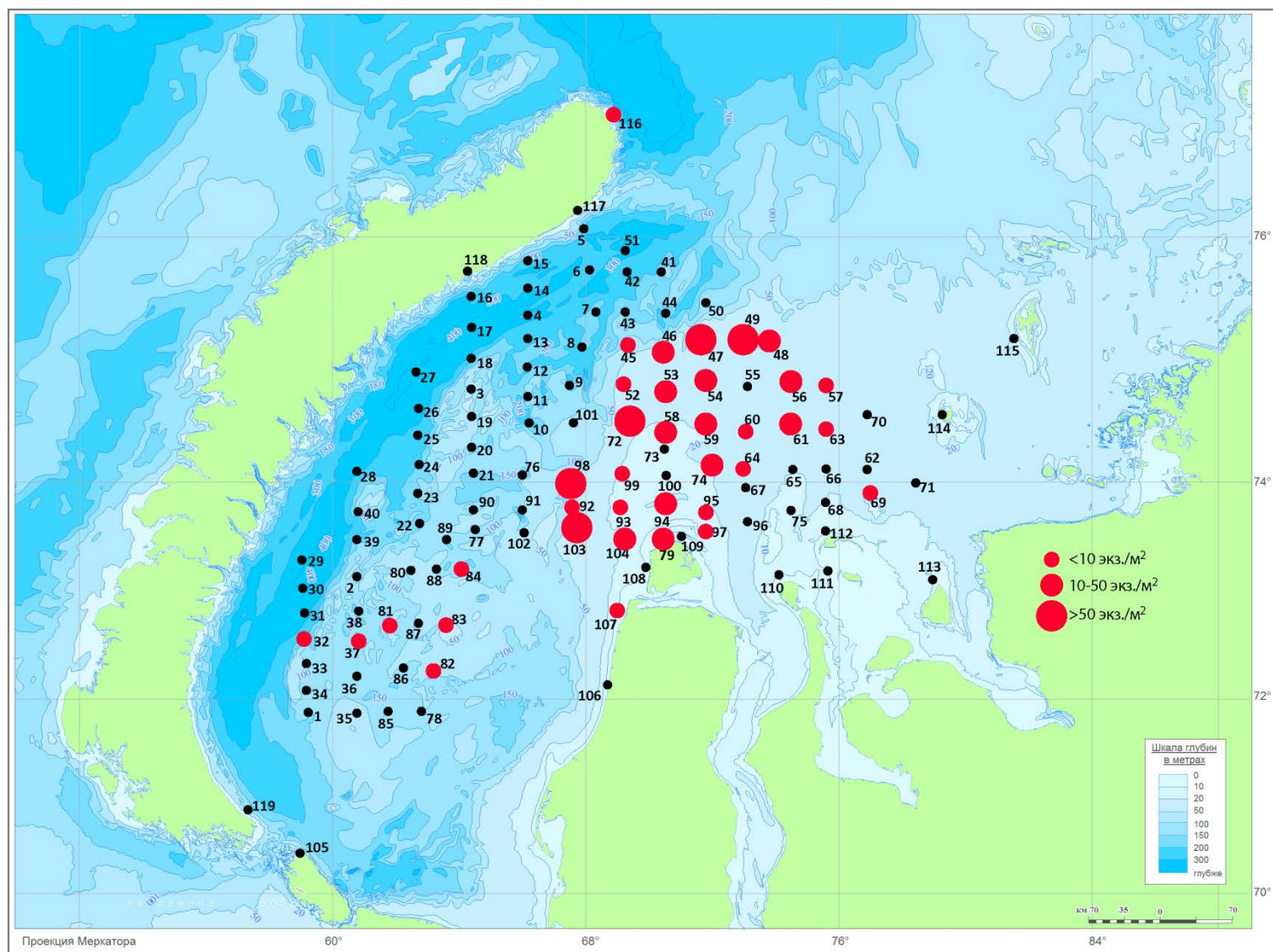


Рис. 10. Распределение численности *Macoma calcaria* в районе исследования.

для анализа особенностей распределения *Macoma calcaria*.

Анализ сходства 28 станций по абиотическим параметрам показал (кластерный анализ и многомерное шкалирование) (Рис. 11), что в пределах участка можно выделить две достоверно различающихся группы станций (анализ Anosim, $p < 0.05$). Основной вклад в различия этих кластеров (85 %, Симпекс анализ) вносили доли фракций алевритов и мелкого песка (Табл. 5). При проведении классификации характеристики станций не включали температуру и содержание кислорода в придонной воде. Причины исключения вышеназванных переменных описаны ранее.

Табл. 5. Характер грунта и показатели обилия *Macoma calcaria* в двух выделенных кластерах

Показатели	Группа 1	Группа 2
Алевриты	85%	25%
Мелкий песок	14%	68%
Численность <i>Macoma calcaria</i> , экз./м ²	30 ± 6	4 ± 1
Биомасса <i>Macoma calcaria</i> , г/м ²	22 ± 4	14 ± 5

Не удалось выявить статистически значимых корреляционных связей между показателями обилия маком и абиотическими характеристиками станций (Табл. 6). Значимая положительная корреляция отмечена только между численностью и биомассой самих маком (ранговый коэффициент корреляции 0,75).

Для анализа сопряженности в распределении в пределах участка абиотических характеристик станций и показателей обилия *Macoma calcaria* использован тест Мантеля. Матрица сравнения станций по абиотическим показателям включала величины Евклидова расстояния, по характеристикам обилия моллюсков - коэффициенты сходства Брэя – Кертиса. Коэффициент корреляции Мантеля оказался статистически незначимым (0,02, пермутационная вероятность 0,4). Однако сравнительный анализ количественных характеристик *Macoma calcaria* в кластерах (см. Рис. 11), построенных на основании сходства абиотических характеристик станций, показал, что численность маком на илистых грунтах (кластер 1) в среднем почти в 8 раз превышала таковую на песчаных (различия статистически значимы, тест Манна-Уитни), а биомасса моллюсков была почти в 2 раза выше на илистых грунтах, чем на песчаных (различия статистически не значимы, тест Манна-Уитни) (см. Табл. 5). Близкие результаты были получены при разделении

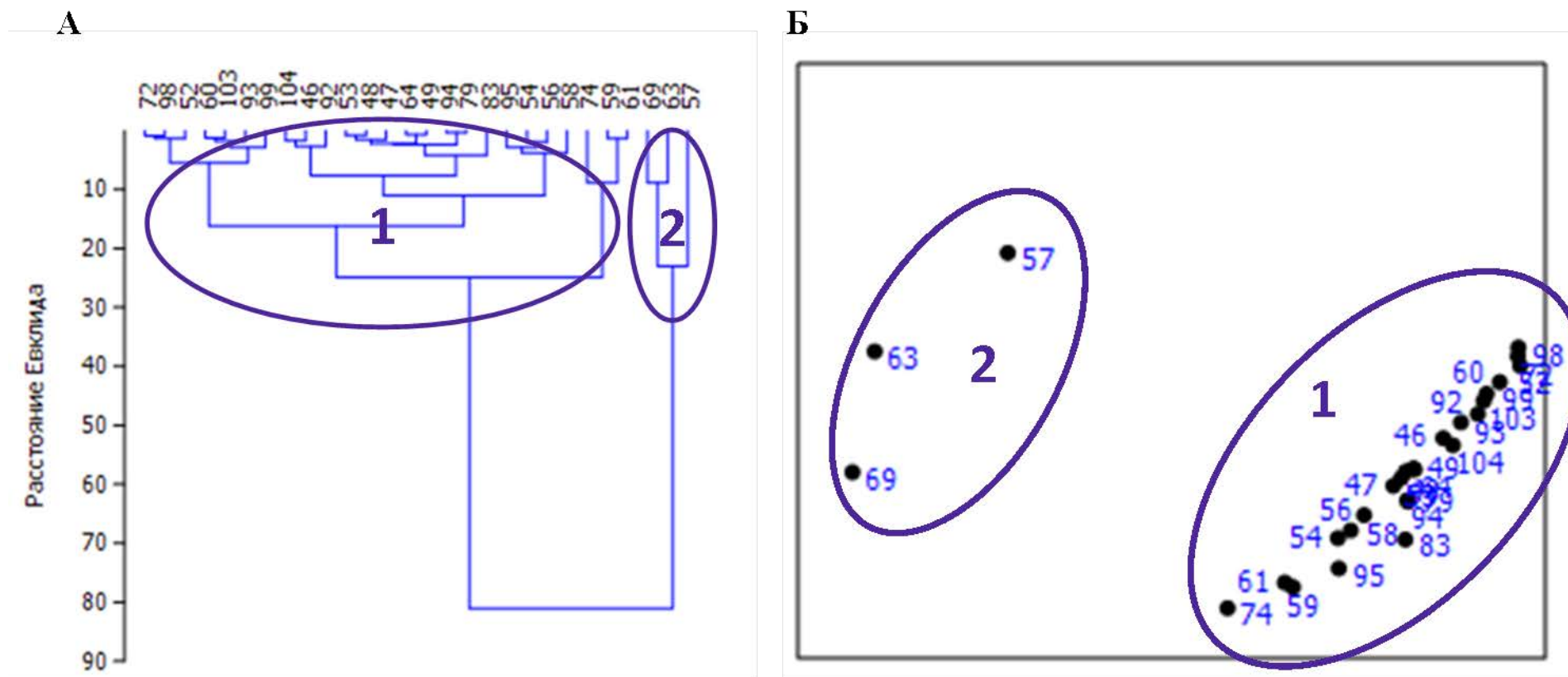


Рис. 11. Дендрограмма сходства станций по абиотическим характеристикам (А) и результаты ординационного анализа методом многомерного шкалирования (МДС, Б), 1, 2 – выделенные кластеры.

Табл. 6. Коэффициенты корреляции (ранговый коэффициент Спирмена) между численностью (N) и биомассой (B) маком и абиотическими характеристиками станций.

Абиотические характеристики	N	B
Глубина	0,031	0,032
Галечники, >10 мм	0,005	-0,104
Гравий, 10-1 мм	0,028	-0,006
Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	0,013	-0,022
Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	-0,266	-0,146
Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	-0,106	0,070
Алевриты, 0,1-0,005 мм	0,142	-0,042
Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	-0,203	-0,099
O ₂ , мл/л	0,212	0,039
pH	0,257	-0,083
Температура	0,276	0,113
Соленость	0,193	0,124
N	1,000	0,750
B	0,750	1,000

станций на две группы в соответствии с проявлением эффекта доминирования *Macoma calcaria* по биомассе и последующем анализе различий абиотических показателей станций. Оказалось, что по-прежнему основной вклад в различие полученных объединений вносят фракции мелкого песка и алевритов. На станциях, где представители изучаемого вида доминировали по биомассе, доля алевритов была наибольшей и достигала в среднем 85 %.

Однако даже высокая доля алевритов в донных отложениях не гарантировала массовые скопления *Macoma calcaria*. В пределах рассматриваемого полигона были станции, где в практически илистом биотопе представители данного вида или отсутствовали, или обнаружены лишь единичные особи. Поэтому предпринята попытка оценить влияние на распределение маком межвидовых отношений – анализ сопряженности в распределении на глубинах 19-53 м таксонов с 50 % встречаемостью и более. Всего таких таксонов (таксономический ранг не выше рода) оказалось 11. Из анализа были исключены представители кумовых раков р. *Diastylis*, так как их распределение в пределах рассматриваемого полигона было крайне неравномерно, на трех станциях эти раки формировали очень плотные скопления (несколько тысяч экз./м²), на остальных – численности были на порядок ниже. Макомы демонстрировали сходство в распределении по численности только с сипункулидами *Golfingia sp.* и многощетинковыми червями *Maldane sarsi* (уровень сходства около 50 %), по биомассе – лишь с близкородственным видом *Macoma moesta* (уровень сходства выше 60 %) (Рис. 12). Похожие итоги были получены и в результате корреляционного анализа, однако статистически значимые коэффициенты корреляции между показателями обилия *Macoma calcaria* и нескольких таксонов оказались в основном не высоки – в основном не выше 0,5 (Табл. 7).

Табл. 7. Статистически значимые коэффициенты корреляции Пирсона (r , трансформированные данные (квадратный корень)) и Спирмена (r_s) между численностью (N) (или биомассой (B)) *Macoma calcaria* и аналогичными показателями других таксонов.

Таксоны	N		B	
	r	r_s	r	r_s
<i>Maldane sarsi</i>	0.40	-	-	-
<i>Macoma moesta</i>	0.40	-	0.56	0.57
<i>Astarte sp</i>	-	-0.40	-	-

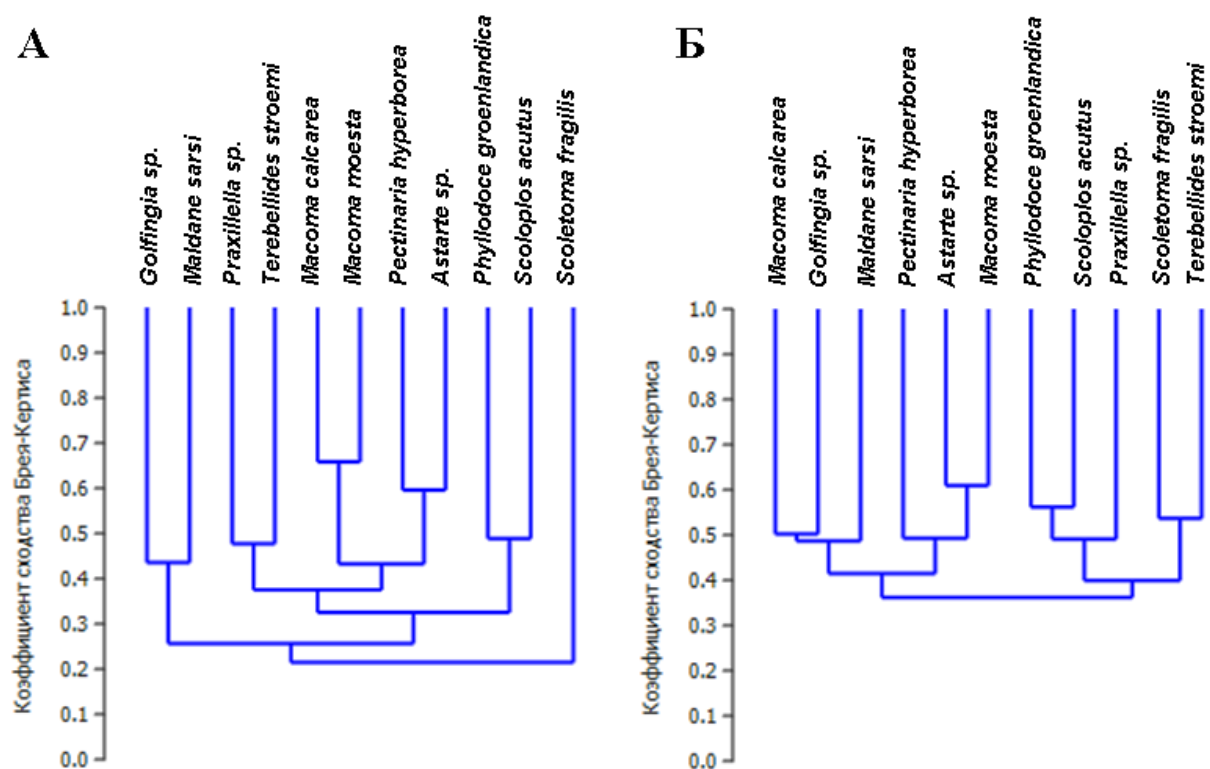


Рис. 12. Дендрограмма сходства распределения таксонов макробентоса с встречаемостью не менее 50 % в пределах рассматриваемого участка по биомассе (А) и численности (Б).

3.2. Анализ гетерогенности ростовых показателей *Macoma calcaria* в районе исследования

3.2.1. Индивидуальный рост

Максимальные размеры и возраст *Macoma calcaria* в юго-западной части Карского моря составили 37 мм и 20 лет соответственно.

Для статистического сравнения возрастных рядов путем анализа остаточных дисперсий относительно моделей роста (Максимович, 1989) необходимо, чтобы каждый возрастной ряд включал не менее 4 измерений. Для изучения индивидуальной изменчивости роста *Macoma calcaria* в исследуемой акватории нам удалось сформировать комплекс из 25 особей с хорошо различимыми первыми 4-5 ростовыми кольцами. Различия индивидуальных ростовых характеристик моллюсков были существенны - размеры пятого ростового кольца колебались от почти от 4 до 8 мм. Из-за онтогенетической неполноты данных возрастные ряды были аппроксимированы уравнением прямой линии. С помощью кластерного анализа было выделено 2 группы особей (Рис. 13), ростовые показатели которых достоверно различались. Однако расхождения в скорости роста у представителей обеих групп оказались не велики (Рис. 14). Большая часть комплекса попала в один кластер (условно тугорослые, 5 мм за 5 лет) (см. Рис. 14, 15). Только 3 возрастных ряда сформировали групп условно быстрорастущих (в среднем 7 мм за 5 лет). Характерно, что расхождения как между индивидуальными моделями, описывающими рост отдельных особей *Macoma calcaria*, так и между групповыми моделями, описывающими рост маком в полученных кластерах, наблюдались уже на уровне размеров моллюсков во вторую-третью (см. Рис. 14, 15) остановки роста, и эти различия сохранялись в дальнейшем. Случаи компенсаторного роста были весьма редкими. Мы попытались связать гетерогенность индивидуального роста *Macoma calcaria* с начальными размерами особей. Для изучения данного явления был использован корреляционный анализ. Для большинства особей из-за эрозии верхней части раковины не удалось определить размеры первого ростового кольца. Поэтому с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (уровень значимости $\alpha < 0,05$) оценивали зависимость размеров моллюсков в третью зимнюю остановку роста от размеров во вторую. Корреляция была статистически значима ($p < 0,05$) и средняя – менее 0,6 (Рис. 16).

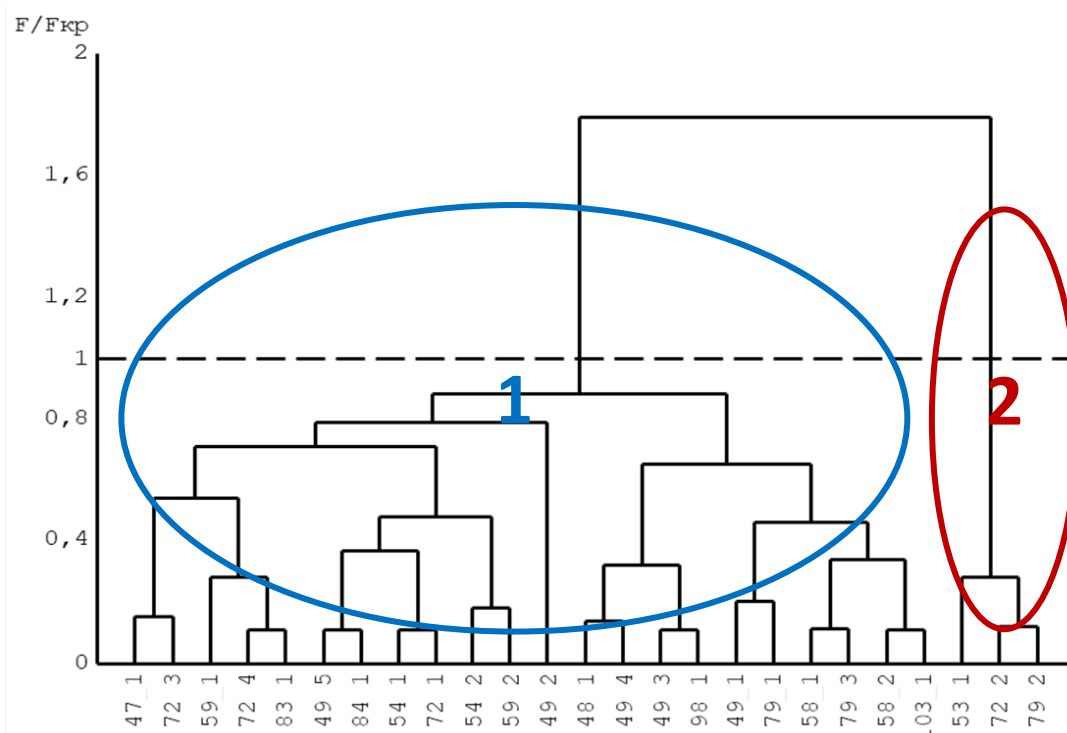


Рис. 13. Дендрограмма сходства индивидуальных возрастных рядов *Macoma calcaria*. Вертикальная ось - отношение $F/F_{кр}$. Обозначения индивидуальных возрастных рядов – номер станции_номер ряда. 1, 2 – выделенные кластеры.

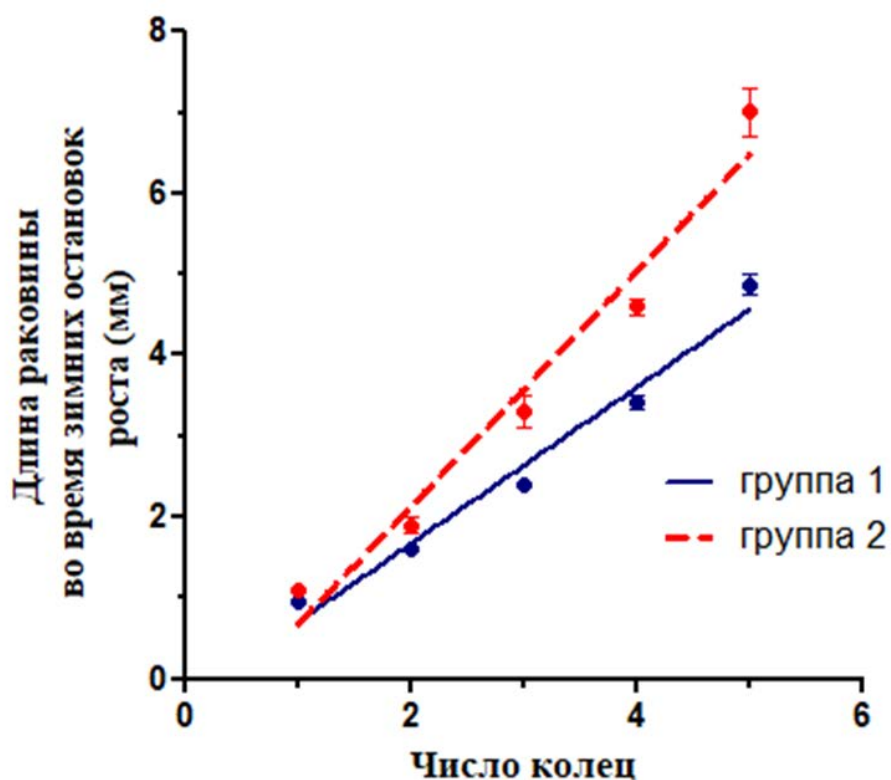


Рис. 14. Реконструкция роста раковины *Macoma calcaria* в выделенных кластерах. Каждая кривая - объединение индивидуальных кривых роста без значимых различий на разных станциях. Точки – средние значения размеров раковины во время зимних остановок роста, вертикальные линии – 95% доверительный интервал.

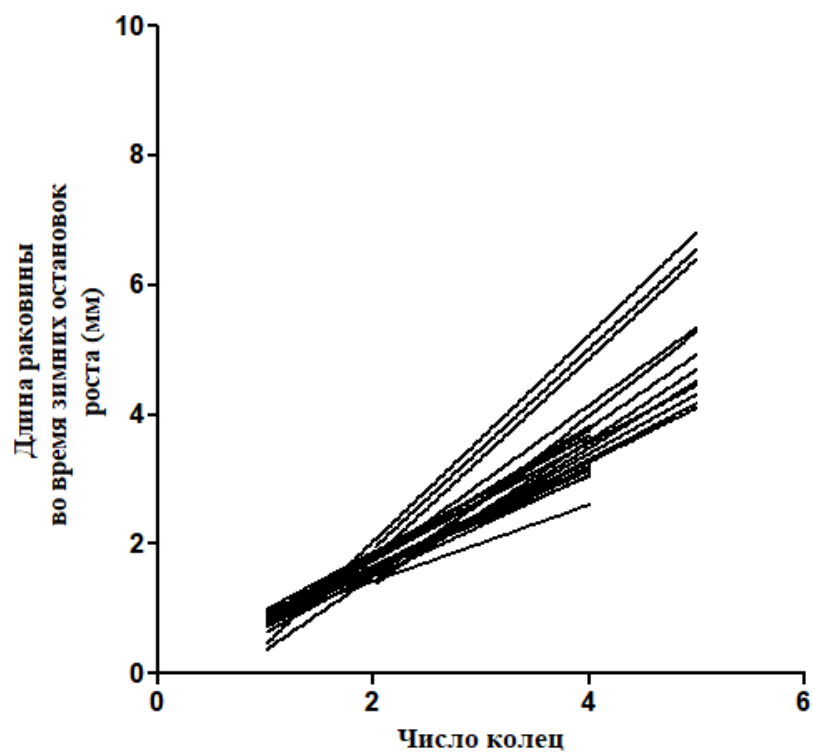


Рис. 15. Индивидуальные кривые роста *Macoma calcaria*

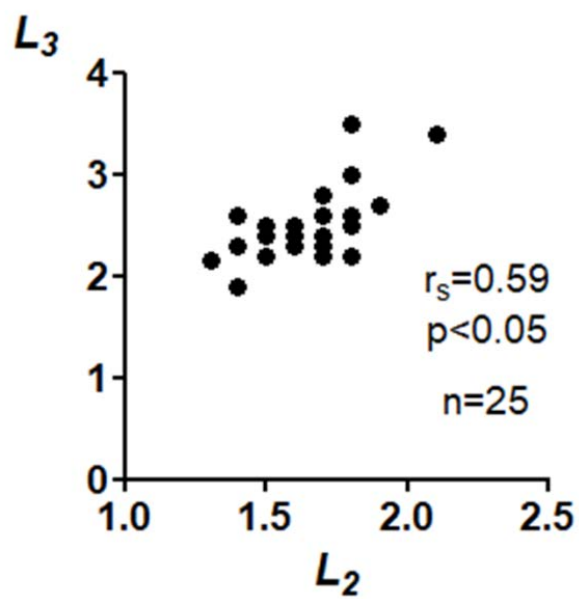


Рис. 16. Зависимость длины раковины *Macoma calcaria* в третью зимнюю остановку (L_3) роста от длины раковины во вторую (L_2) остановку роста.

3.2.2. Групповой рост

Только для 10 станций анализируемого района удалось построить групповые (средние) возрастные ряды (Рис. 17), которые также были использованы для оценки гетерогенности характера роста *Macoma calcaria* в изучаемой акватории. Каждый ряд включал информацию о ростовых показателях моллюсков в течение первых 10 лет жизни (Рис. 18). Вариация группового роста *Macoma calcaria* в анализируемой акватории оказалось выражена в меньшей степени, чем изменчивость индивидуальных ростовых характеристик. Средние размеры 5-го ростового кольца у особей на разных станциях варьировали менее чем в 1,5 раза – от 4,9 до 6,4 мм. Не обнаружено достоверных различий в характере группового роста *Macoma calcaria* в исследованном районе, не смотря на некоторые различия абиотических условий на станциях (глубины варьировали от 20 до 53 м, доля алевритов в грунте колебалась от 66 до 93 % и т.п.).

Поскольку определение возраста у *Macoma calcaria* по внешней морфологии раковины часто весьма проблематично, были предприняты попытки дополнительно оценить возраст маком по внутренним меткам роста – по спилам раковины. Сравнение результатов, полученных по наружным и внутренним кольцам, показало, что итоги определения возраста *Macoma calcaria* обоими методами оказались вполне сопоставимы (Рис. 19). Внутренние метки практически полностью дублировали наружные кольца, а в случае сильно эрозированных раковин анализ спилов был единственным способом относительно надежно определить возраст моллюсков. В целом, внутренние метки были более четко различимы, и их оказалось легче подсчитать. Максимальный возраст маком в Карском море по результатам оценки возраста по внутренним меткам составил 21 год.

При объединении информации о характере роста моллюсков, полученной обоими методами, оказалось, что эти сведения неплохо дополняют друг друга. В итоге удалось построить онтогенетическую модель группового роста маком для изучаемой акватории (см. Рис. 19). Среднегодовая скорость роста моллюсков в течение рассматриваемого промежутка жизненного цикла в Карском море (на протяжении 20 лет) была около 2 мм/год.

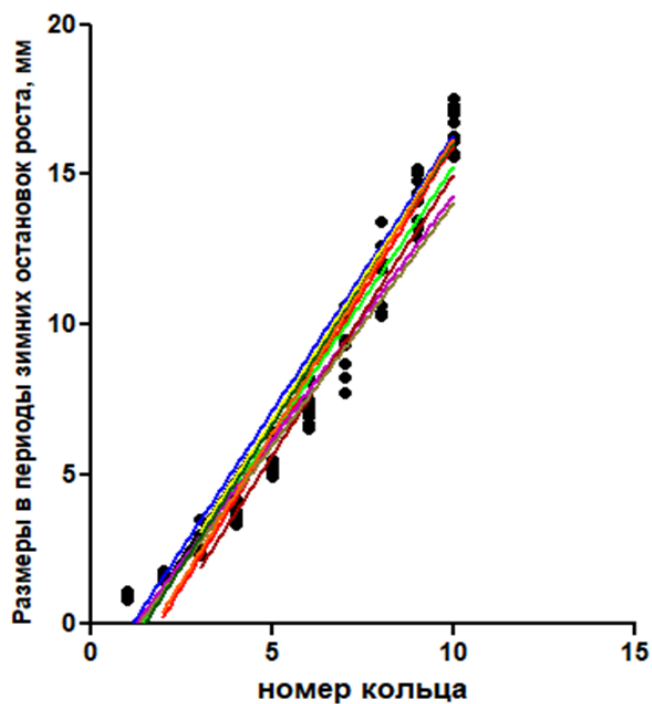


Рис. 17. Реконструкция группового линейного роста *Macoma calcaria* в течение первых 10 лет на 10 станциях в Карском море. Точки – средние размеры в периоды зимних остановок роста

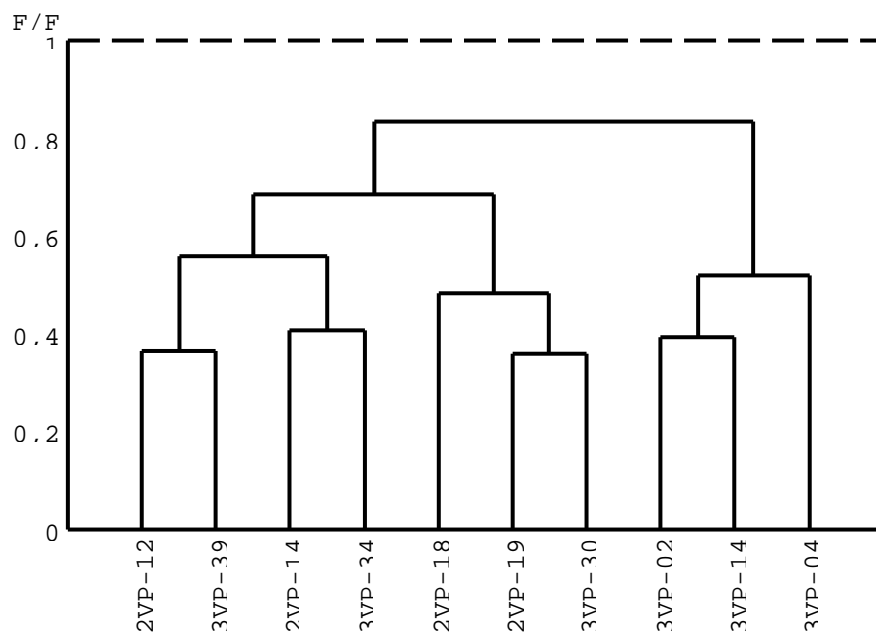


Рис. 18. Дендрограмма сходства групповых возрастных рядов *Macoma calcaria* в возрасте 10 лет на 10 станциях. По оси ординат - отношение $F/F_{кр}$; обозначения возрастных рядов – номер станции

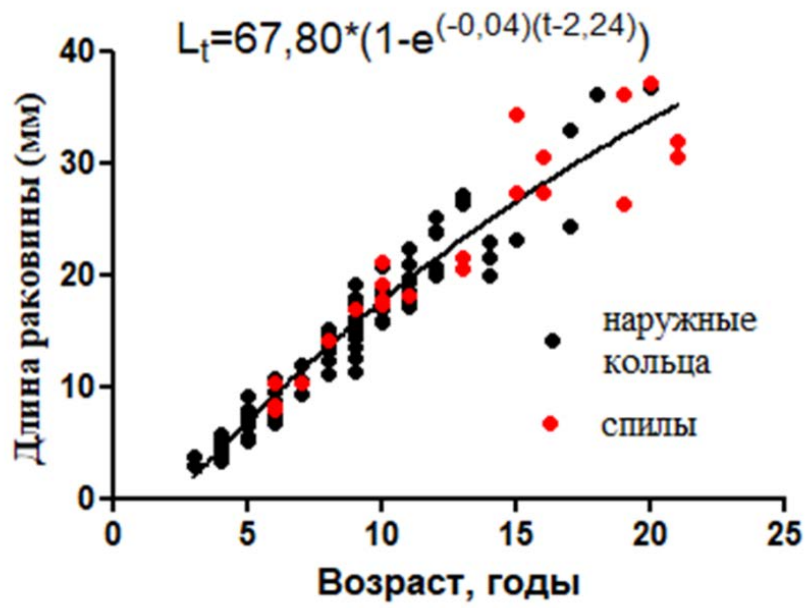


Рис. 19. Сравнение результатов оценки возраста *Macoma calcaria* в Карском море, полученных по наружным и внутренним кольцам

Глава 4. Обсуждение

Изучение сообществ макробентоса в Карском море продолжают уже около 100 лет (Зенкевич, 1963; Антипова, Семенов, 1989; Kiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004). Составлена не одна карта распределения наиболее крупных донных группировок. В 2016 году был опубликован экологический атлас Карского моря (Карское... 2016), в котором обобщены результаты предыдущих исследований (Зенкевич, 1963; Антипова, Семенов, 1989; Kiyko, Pogrebov, 1997; Jørgensen et al., 1999; Denisenko et al., 2003; Kulakov et al., 2004) (Рис. 20). Выделенные в итоге сообщества макробентоса в некоторой степени соответствовали представленным в моей работе биоценотическим группировкам. Однако в атласе ряды мелких сообществ, отражающих микромасштабную мозаичность распределения грунтов, гидродинамики и т. д., были объединены в крупные видовые комплексы, которые в большей степени характеризовали устойчиво встречающиеся массовые виды. Мы таких объединений не делали, и возможно с этим связана гораздо большая мозаичность выявленных нами биоценотических группировок в исследуемом районе Карского моря. Ситуации, когда ранее описанные биосистемы, не обнаружены при повторных исследованиях или же в ходе анализа выявляются новые сообщества, прежде не отмеченные, весьма нередкие при описании распределения морского бентоса (Filipova et al., 2019). Расхождения в итогах наших и предыдущих исследований могли быть определены различиями в методах сбора материала. Различия в видовом составе макробентоса, в оценке показателей обилия, и соответственно в выявленных сообществах могут быть напрямую связаны и с выбранной сеткой станций (в первую очередь с количеством станций, их расположением), и с числом повторностей при пробоотборе проб, и с орудиями лова. Наше исследование проведено на основе самой подробной сетки станций для анализируемого района за последние 100 лет – 119 станций, с трехкратной повторностью пробоотбора. Для сравнения в ходе экспедиции в 1957 г. при участии З.А. Филатовой и Л. А. Зенкевича (1957) были отобраны дночерпательные пробы с 45 станций с однократной повторностью, в 1975 г. Т.В. Антиповой (1989) было отобрано 40 дночерпательных проб, около 35 станций было охвачено при исследовании юго-западного района Карского моря в 1991-1994 г. (Kiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004). Вполне вероятно, что именно из-за различий в методах сбора и обработки материала нами не описано сообщество с доминированием сравнительно мелких офиур *Ophiosten sericeum*, оккупирующих по результатам предыдущих исследователей обширные пространства в юго-западной части Карского моря (Филатова, Зенкевич, 1957; Зенкевич, 1963; Kiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004). Допускаем, что это может быть связано с ошибкой

экстраполяции итогов анализа в прежних работах. Стоит отметить, что и трехкратная повторность сбора материала не является гарантом надежных результатов при описании пространственной гетерогенности распределения морского макробентоса. Как правило, выделение сообществ проводится на основе классификационных процедур, к частности кластерного анализа (Quinn, Keough, 2002). В ходе последнего вся совокупность сравниваемых объектов разбивается на конечное число групп на основании выбранных информативных показателей, при этом характеристики объектов, (такие как видовой состав, численность и биомасса отдельных таксонов на станциях) должны быть описаны достаточно полно. На примере литоральных донных сообществ Белого моря проанализировано влияние количества повторностей при сборе материала на результаты кластерного анализа (Filippova et al., 2015; Filippova et al., 2019). Оказалось, что при сравнительном изучении структуры беломорских литоральных сообществ мягких грунтов с помощью кластерного анализа требования к числу повторностей достаточно жесткие – в среднем не менее 5 проб.

Следует отметить, что выявленные нами наиболее значимые по отношению к гетерогенности макробентоса в исследуемом районе абиотические факторы – глубина, соленость, характеристики донных отложений – оказались такими же, что и в работах предыдущих исследователей (Зенкевич, 1963; Антипова, Семенов, 1989; Vedenin et al., 2015). Качественные и количественные показатели описанных нами сообществ (видовой состав, численность, биомасса) в целом соответствовали литературным данным (Зенкевич, 1963; Антипова, Семенов, 1989; Kiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004). Так характеристики относительно мелководных сообществ, где доминировали двустворчатые моллюски *Macoma calcaria*, *Astarte sp.* и *Serripes groenlandicus* летом 2013 года (суммарная биомасса сообществ была в пределах 40-400 г/м²), оказались близки аналогичным данным, полученным в 1975 году – в среднем биомасса сообществ двустворчатых моллюсков на илистых грунтах мелководий Карского моря была равна 33,1 г/м², а ее максимальные значения достигали 300 г/м² (Антипова, Семенов, 1989). Все выше сказанное позволяет согласиться с мнением М.Ю. Кулакова с соавторами (Kulakov et al., 2004), что состояние макробентоса Карского моря в начале 21 века близко к долговременной норме.

В свете темы представляемой работы весьма важным является то обстоятельство, что выделенные нами в прибрежных районах юго-западной части Карского моря сообщества с доминированием - субдоминированием *Macoma calcaria* оказались весьма похожи (по биотическим показателям, местоположению, условиям окружающей среды) на аналогичные группировки, указанные предыдущими исследователями

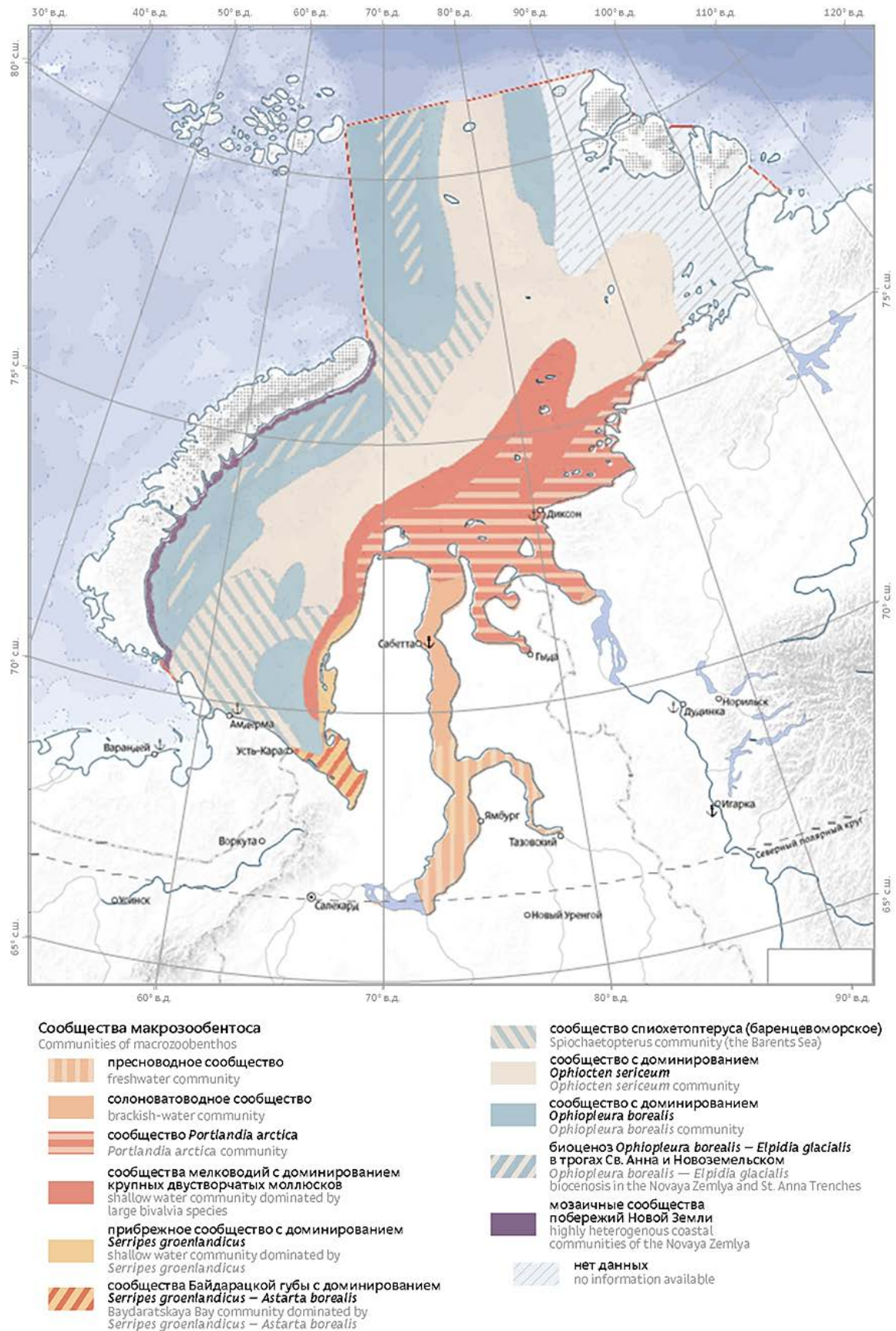


Рис. 20. Карта-схема сообществ макрозообентоса Карского моря на основе скомпилированных литературных данных (Карское... 2016).

(Антипова, Семенов, 1989; Kiyko, Pogrebov, 1997; Kulakov et al., 2004). Массовое присутствие данного вида в составе прибрежных сообществ отмечено и в трудах Л.А.Зенкевича, описывающих результаты сбора материала в 20-х - 30-х годах прошлого века (Филатова, Зенкевич, 1957; Зенкевич, 1963).

4.1. Закономерности распределения *Macoma calcaria* в Карском море

Величины обилия (как средние, так максимальные) диапазон вертикального распределения (глубины), предпочитаемые абиотические условия обитания *Macoma calcaria* в юго-западной части Карского моря оказались близки аналогичным показателям этих видов в других районах распространения (Дерюгин, 1928; Закс, 1929; Гурьянова, 1948; Ушаков, 1953; Евсеев, 1981; Федяков, 1986; Наумов, 2006; Бритаев et al., 2010; Kamenev et al., 2004; Gerasimova et al., 2019).

Приуроченность основных запасов маком к глубинам не более 50 м мы попытались объяснить биогеографической принадлежностью вида. Возможно, редкие находки моллюсков на больших глубинах (более 50-60 м) связаны с неблагоприятным для размножения этого вида температурным режимом Карского моря глубже этих вертикальных горизонтов. Оптимальная температура для размножения бореально-арктических видов, к которым относятся *Macoma calcaria*, составляет 0-10 °С (Голиков, Скарлато, 1972; Скарлато, 1981) (Табл. 8). Для исследуемого вида моллюсков этот диапазон даже уже – от -1 до + 6 °С (Скарлато, 1981). Летний прогрев (до положительных температур) в юго-западной части Карского моря проникает не глубже 60-70 м (Гидромет... 1980). На больших глубинах температура придонной воды отрицательна в течение всего года.

На данном этапе исследования особенности распределения *Macoma calcaria* в пределах глубин 20-50 м нам удалось связать только с характеристиками донных отложений. Показатели обилия маком в изучаемой акватории имели тенденцию к увеличению на илистых грунтах. Такие особенности распределения моллюсков вполне логично сочетались с трофической характеристикой вида. *Macoma calcaria* преимущественно являются собирающими детритофагами (Наумов, 2006). Косвенным показателем количества детрита может служить гранулометрический состав грунта. Однако даже высокая доля алевроитов в донных отложениях не гарантировала массовые скопления *Macoma calcaria*. В пределах рассматриваемого полигона были станции, где в практически илистом биотопе представители данного вида или отсутствовали, или обнаружены лишь единичные особи.

Таблица 8. Связь температурных условий существования и предполагаемых оптимальных температур (°C) размножения (нереста) различных биогеографических групп видов прибрежных моллюсков (Голиков, Скарлато, 1972).

Биогеографическая принадлежность видов	Северная граница ареала		Южная граница ареала		Оптимальные Т обитания, установленные анализом на краях ареалов	Т размножения (по литературным данным)
	Т летом	Т зимой	Т летом	Т зимой		
Тихоокеанские приазиатские субтропические и субтропическо-низкобореальные	16-20	Отрицательные температуры	27	16-18	16-20	14-20
Тихоокеанские приазиатские низко-бореальные	14		24	6	6-14	6-14
Тихоокеанские широко распространенные бореальные	8		20	2-10	2-10	2-8
Тихоокеанские высокобореальные	8		10	1	1-8	0,5 - -4
Бореально-арктические	-0,4		12	8	-0,4-8	0-10
Атлантические бореально-субтропические	6		20	16	6-16	4-16
Атлантические бореальные	5		16	6	5-6	0-5

Следует отметить, что для *Macoma calcaria* известно, что они не относятся к облигатным детритофагам, а могут переходить и к сестонофагии (Наумов, 2006), что могло сказаться на выборе биотопа. Помимо этого анализ количественных популяционных показателей *Bivalvia* по дночерпательным пробам в трехкратной повторности сложно признать надежным способом, если разговор идет о видах, чья плотность поселений часто существенно меньше 100 экз./м². Ошибка учета маком в наших исследования колебалась от 4 до 100 %, и лишь для 10 станций была менее 50%. В таких случаях предпочтительнее использовать драгу для сбора материала (Шульгина et al., 2015; Gerasimova, Maximovich, 2013). Кроме того плотность поселений и биомасса *Macoma calcaria* в конкретный момент наблюдения могла не соответствовать аутоэкологическим свойствам вида. Известно, что структура поселений *Macoma calcaria* в северных морях не отличалась стабильностью (Лисицына et al., 2017; Petersen, 1978; Gerasimova, Maximovich, 2013). Многолетние изменения плотности поселений и биомассы вполне естественны данного вида. Это сильно осложняет анализ распределения *Bivalvia* по разовым выборкам без учета особенностей многолетней динамики структуры поселений.

При анализе влияния на распределения *Macoma calcaria* межвидовых взаимодействий макомы демонстрировали сходство в распределении по численности только с сипункулидами *Golfingia sp.* и многощетинковыми червями *Maldane sarsi*, а по биомассе с родственным видом *Macoma moesta*. Вполне вероятно, что сходство в распределении *Macoma calcaria* и выше названных представителей макробентоса это результат не взаимодействия видов, а сходного отношения последних к условиям окружающей среды. Так, все отмеченные животные являются детритофагами и предпочитают илистые биотопы. Биogeографические характеристики видов также схожи. В нашей работе род *Golfingia* объединял 3 вида: *Golfingia elongata*, *Golfingia margaritacea* и *Golfingia vulgaris*, которые являются широко распространенными представителями бореально-арктической фауны (Журавлева, 2010). Аналогично *Maldane sarsi*, *Macoma moesta* и *Macoma calcaria* также относятся к бореально-арктическим видам (Скарлато, 1981; Жирков, 2001). Отмеченную слабую отрицательную корреляцию численности маком и *Astarte sp.* можно объяснить различными трофическими характеристиками видов (собирающие детритофаги и фильтраторы-сестонофаги соответственно) (Моллюски.... 1987), и, следовательно, различиями в предпочитаемых условиях.

4.2. Гетерогенность роста *Macoma calcaria* в Карском море

Максимальные размеры и возраст *Macoma calcaria* в юго-западной части Карского моря (37 мм и 20 лет соответственно) в целом укладывались в известный для этого вида диапазон варибельности аналогичных показателей в разных частях ареала. По литературным данным наибольшая длина раковины маком в разных районах распространения варьировала от 22 до 38 мм, а продолжительность жизни - от 9 до 17 лет (Антипова, 1979; Лисицына et al., 2017; Petersen, 1978).

Среднегодовая скорость роста *Macoma calcaria* в течение жизненного цикла в Карском море оказалась весьма близка к значениям, указанным для представителей данного вида в прибрежных водах Западной Гренландии (глубины 3-107 м) (Petersen, 1978) и Печорском море (глубины от 8 до 52,5 м) (Gerasimova et al., 2019) – около 2 мм/год (Рис. 21). Наиболее похожи ростовые характеристики маком в Карском море на таковые в Печорском море (см. Рис. 21). Также как и в Печорском море, в первые годы жизни эти моллюски в юго-западной части Карского моря отличались крайне медленной скоростью роста. Средний размер первого ростового кольца около 1 мм, а второго – 1,6 мм, в возрасте трех лет длина раковины была всего 3-4 мм. Похожую ситуацию отмечал Г.Х.Петерсен (Petersen, 1978) когда пойманные им годовики едва достигали размеров 1 мм. Возможно, ростовые характеристики *Macoma calcaria* в разных частях ареала относительно консервативны, соответственно моллюски достигают близких крайних размеров и возрастов. В пределах изучаемой акватории нам не удалось выявить значимых отличий в характере группового роста маком, не смотря на некоторую неоднородность условий окружающей среды (различия станций по глубинам, по долям алевритов и пелитов). Близкие результаты были получены для представителей вида из Белого моря (Лисицына et al., 2017) и из Западной Гренландии (Petersen, 1978). Слабую изменчивость группового роста маком в Карском море можно рассмотреть с точки зрения оптимальности условий существования моллюсков. Сравнительный анализ роста *Macoma calcaria* был осуществлен на станциях, где представители данного вида отличались относительно высокой плотностью. В согласии с Законом Оптимума, когда самые плотные поселения видов формируются в условиях наиболее благоприятных для жизни по комплексу факторов, характеристики рассматриваемых местообитаний, возможно, соответствовали оптимальными условиями для данного вида. Известно, что моллюски в таких местообитаниях отличаются в среднем наибольшим темпом роста. Таким образом, отсутствие различий в характере роста *Macoma calcaria* в сравниваемых поселениях могло быть отражением выравнивания местообитаний по степени оптимальности условий для этого вида. Тем более, что и средние показатели обилия *Macoma calcaria* на

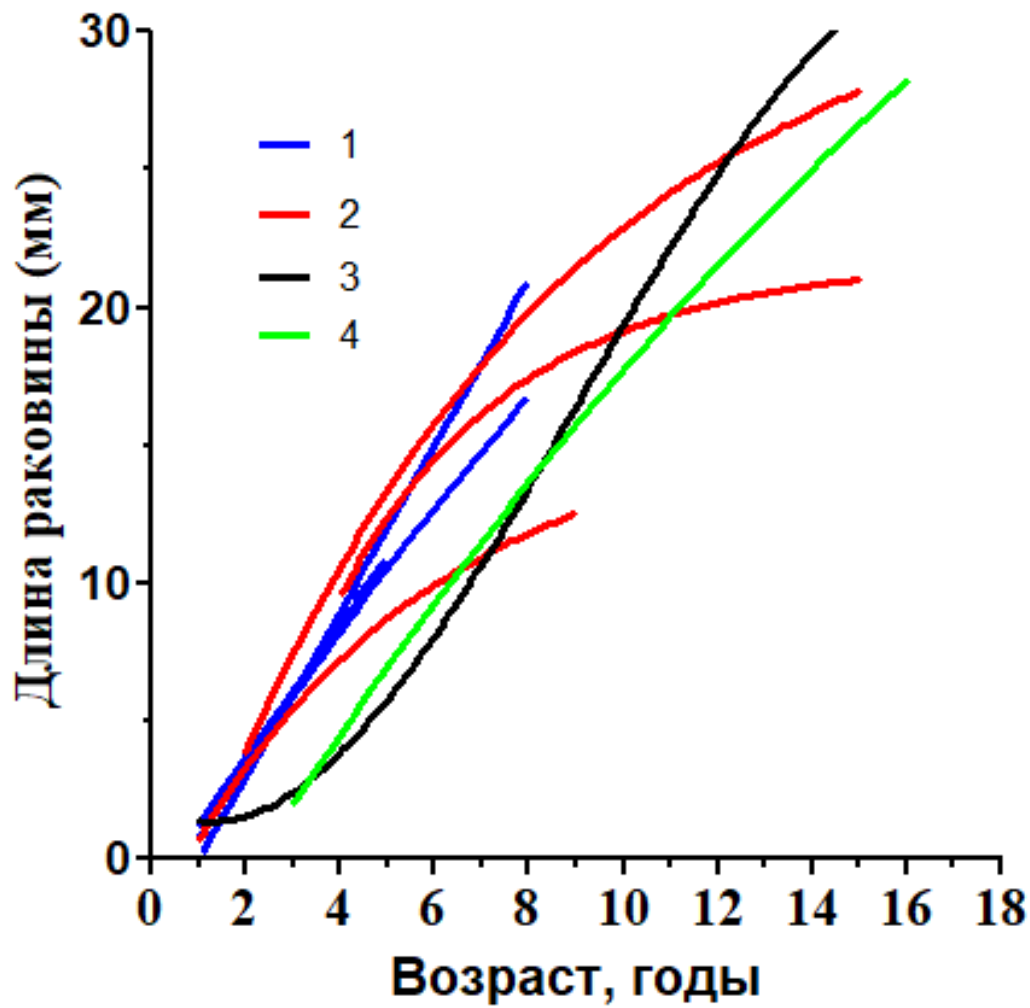


Рис. 21. Реконструкция линейного роста *Macoma calcaria* в различных частях ареала. 1– Белое море, глубины 10-40 м (Лисицына et al., 2017); 2 - западная Гренландия (глубины 3-107 м) (Petersen, 1978); 3 – Печорское море (глубины 8-52 м) (Gerasimova et al., 2019); 4 – Карское море (глубины 21-53 м) (Собственные данные)

анализируемых станциях были относительно близки, по крайней мере без порядковых различий.

Следует отметить, что вариация индивидуального роста *Macoma calcaria* в анализируемой акватории была выражена в большей степени, чем изменчивость групповых ростовых характеристик, хотя в целом и она была не велика. Известно, что индивидуальная вариабельность в скорости роста особей, может сопровождаться дифференциацией и по другим свойствам, например, скорости дыхания, смертности, продолжительности жизни (Sukhotin, 1992; Sukhotin, Kulakowski, 1992; Gerasimova et al., 2017). В этом плане характеристики линейного роста особей могут быть весьма показательными при изучении внутренней неоднородности локальных скоплений *Bivalvia* по экологическим свойствам.

Индивидуальная изменчивость роста *Macoma calcaria* ранее исследована только в Белом и Печорском морях (Лисицына et al., 2017; Gerasimova et al., 2019). В этих работах различия в ростовых характеристиках отдельных макров удалось связать только с особенностями начального периода роста моллюсков. Была выявлена статистически значимая положительная корреляция между размерами особей в возрасте одного года и размерами в первую «зимнюю» остановку роста (Лисицына et al., 2017), и между размерами третьего и второго ростовых колец (Gerasimova et al., 2019). Сходные результаты были получены и в ходе нашего исследования. Дифференциация индивидуальных ростовых показателей *Macoma calcaria*, по-видимому, происходила в самом начале их жизненного цикла и сохранялась в дальнейшем. Случаи компенсаторного роста были весьма редкими. Механизмы формирования определенного характера роста двустворчатых моллюсков изучены относительно слабо. Возникновение различий в ростовых характеристиках у *Bivalvia* на ранних этапах онтогенеза может быть обусловлено условиями формирования спата. Для нескольких видов двустворчатых моллюсков (как и для *Macoma calcaria* в Белом море (Лисицына et al., 2017)) показано определяющее влияние стартовых (ко второму сезону роста) размеров моллюсков на темп их роста впоследствии (в течение всего жизненного цикла): для *Mytilus edulis* (Герасимова et al., 2014), *Mytilus trossulus* (Гагаев et al., 1994), *Macoma balthica* (Cloern, Nichols, 1978), *Macoma incongrua* (Максимович, Лысенко, 1986), *Mya arenaria* (Gerasimova et al., 2016; Gerasimova et al., 2017). Возникновение различий в стартовых размерах у *Macoma calcaria* могло быть вызвано разновременностью появления молоди в донных местообитаниях из-за продолжительного (до 2–4 месяцев) периода размножения в северных морях (Ockelmann, 1958; Petersen, 1978; Günther, Fedyakov, 2000). Для *Mya arenaria* (Gerasimova et al., 2017) и *Macoma balthica* (Bachelet, 1980) показано, что первая зимняя остановка

роста происходила у ювенилов при длине раковины, варьирующей в 5-6 раз. Для нескольких видов беломорских *Bivalvia* показана практически линейная зависимость скорости роста от размеров первого ростового кольца (Герасимова et al., 2003; Герасимова et al., 2014; Gerasimova et al., 2016; Gerasimova et al., 2017). Соответственно, можно допустить, что особи, достигшие больших размеров до наступления первой зимы, будут отличаться более быстрым ростом в течение последующей жизни. У нас не было возможности оценить зависимость скорости роста моллюсков от размеров первого ростового кольца, в связи с трудностями определения возраста по наружной морфологии раковины у данного вида моллюсков, однако удалось продемонстрировать значимую линейную корреляцию скорости роста маком в течение третьего года жизни от размеров второго ростового кольца (коэффициент ранговой корреляции Спирмена равен 0,6).

Выводы

1. В течение по крайней мере последних почти 100 лет двустворчатые моллюски *Macoma calcaria* являются характерным компонентом прибрежных (на глубинах менее 50 м) донных сообществ в юго-западной части Карского моря, иногда доминируя по биомассе.
2. Особенности распределения представителей данного вида в исследуемом районе удалось связать только с характеристиками донных отложений. Тенденции в количественном распределении маком вполне логично сочетались с их трофическими характеристиками. В частности отмечено:
 - А) Наиболее массовые поселения данного вида (биомасса и численность до 90 г/м² и 120 экз./м² соответственно) приурочены к илистым биотопам (доля алевритов в грунте более 80 %);
 - Б) Наименьшими показателями обилия отличались макомы на станциях, где в грунте преобладала фракция мелкого песка (в среднем около 70 %);
 - В) Не выявлено влияния межвидовых отношений на распределение *Macoma calcaria*.
3. Характеристики линейного роста *Macoma calcaria* в юго-западной части Карского моря оказались близки аналогичным показателям этого вида в других районах распространения. В частности отмечено:
 - А) Наибольшие размер и возраст маком составили 37 мм и 21 лет соответственно;
 - Б) Среднегодовая скорость роста около 2 мм/год;
 - В) Индивидуальный и групповой рост маком отличались слабой гетерогенностью в пределах изученной акватории. При этом вариация группового роста оказалась выражена в меньшей степени, чем изменчивость индивидуальных ростовых характеристик. Последняя, по-видимому, в большей мере определена индивидуальными особенностями начального периода роста моллюсков.

Список литературы

1. Антипова, Т.В. Распределение, экология, рост и продукция двустворчатых моллюсков Баренцева и Карского морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1979. 18 с.
2. Антипова, Т.В., Семенов, В.Н. Состав и распределение бентоса юго-западных районов типично морских вод Карского моря // Экология и биоресурсы Карского моря. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1989. С. 127–137.
3. Антонов, В.С. Распределение речных вод в Арктических морях // Труды Аркт. Научн.-Исслед. Ин-та. 1957. Т. 208. С. 25-52.
4. Бабков, А.И., Голиков, А.Н. Гидробиокомплексы Белого моря. Ленинград: Изд. Зоол. ин-та РАН, 1984. 104 с.
5. Бритаев, Т.А., Удалов, А.А., Ржавский, А.В. Структура и многолетняя динамика сообществ мягких грунтов заливов Баренцева моря // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 1. С. 50-62.
6. Гагаев, С.Ю., Голиков, А.Н., Сиренко, Б.И., Максимович, Н.В. Экология и распределение мидии *Mytilus trossulus septentrionalis* Clessin, 1889 в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря // Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря. Ч. I. 1994. С. 254-258. (Исследования фауны морей. Вып. 44 (55)).
7. Герасимова, А.В. Пространственно-временная организация поселений двустворчатых моллюсков губы Чупа Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2001. 24 с.
8. Герасимова, А.В., Ивонина, Н.Ю., Максимович, Н.В. Изменчивость скорости линейного роста двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia) в акваториях Керетского архипелага (Кандалакшский залив, Белое море) // Вестник Санкт-Петербургского Государственного Университета. Сер.3. 2014. Вып. 4. С. 22–38.
9. Герасимова, А.В., Максимович, Н.В. О закономерностях организации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря // Вестник Санкт-Петербургского Государственного Университета. Сер.3. 2009. Вып. 3. С. 82–97.
10. Герасимова, А.В., Максимович, Н.В., Саминская, А.А. Линейный рост *Serripes groenlandicus* Brigièr в губе Чупа (Кандалакшский залив, Белое море) // IV Научная Сессия Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского Государственного Университета. Тезисы докладов. Санкт-Петербург, 2003. С. 25-26.

11. Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР. Т. 7: Карское море. Ленинград: Гидрометеиздат, 1980. 90 с.
12. Голиков, А.Н., Скарлато, О.А. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путём анализа температурных условий на краях их ареалов // Доклады АН СССР. 1972. Т. 203. № 5. С. 1190-1192.
13. Гуревич, В.И. Методические рекомендации по гранулометрическому классифицированию осадков. Л.: Наука, 1986. 18 с.
14. Гурьянова, Е.Ф. Белое море и его фауна. Петрозаводск, 1948. 132 с.
15. Дерюгин, К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования. Ленинград: Гос. гидрол. ин-т, 1928. 511 с. (Исслед. морей СССР. Вып. 7-8).
16. Добровольский, А.Д., Залогин, Б.С. Моря СССР. Москва: Изд-во МГУ, 1982. 192 с.
17. Евсеев, Г.А. Сообщества двустворчатых моллюсков в послеледниковых отложениях шельфа Японского моря. Москва: Наука, 1981. 160 с.
18. Жирков, И.А. Полихеты Северного Ледовитого Океана. М.: Янус-К, 2001. 632 с.
19. Журавлева, Н.Е. Сипункулиды, эхиуриды и приапулиды (Sipuncula, Echiura, Serphalorhyncha) Восточно-Сибирского моря // Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественное распределение донных сообществ. Санкт-Петербург 2010. С. 41-48. (Исследования фауны морей. 66(74)).
20. Закс, И.Г. К познанию донных сообществ Шантарского моря // Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции. 1929. Т. 3. Вып. 2. С. 3-112.
21. Залогин, Б.С., Косарев, А.Н. Моря. Москва: Мысль, 1999. 400 с. (Природа мира).
22. Зенкевич, Л.А. Биология морей СССР. М.: Наука, 1963. 739 с.
23. Золотарев, В.Н. Многолетние ритмы роста раковин мидии Грея // Экология. 1974. № 3. С. 76-80.
24. Золотарев, В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Изд-во "Наукова Думка", 1989. 112 с.
25. Золотарев, В.Н., Селин, Н.И. Возрастные изменения морфологии раковины у мидии Грея // Биология мидии Грея. 1983. С. 73-82.
26. Карское море. Экологический Атлас. Москва: ООО «Арктический Научный Центр», 2016. 272 с. (Атласы морей Российской Арктики).
27. Лисицына, К.Н., Герасимова, А.В., Максимович, Н.В. Демэкологические исследования *Macoma calcaria* (Gmelin) в Белом море // XIII Всероссийская конференция с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря». Сборник материалов / Пугачев, О.Н., ed. Санкт-Петербург, 2017. С. 123-126.

28. Максимович, Н.В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестник Ленинградского университета. Серия 3. 1989. Вып. 4. № 24. С. 18-25.
29. Максимович, Н.В., Герасимова, А.В. Определение возраста беломорских двустворчатых моллюсков по морфологии раковины // V Научная Сессия Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского Государственного Университета. Тезисы докладов. СПб, 2004. С. 29-30.
30. Максимович, Н.В., Лысенко, В.И. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Masoma incongrua* в зарослях zostеры бухты Витязь Японского моря // Биология моря. 1986. № 1. С. 25-30.
31. Методы изучения двустворчатых моллюсков / Скарлато, О.А., ed. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. 208 с. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219).
32. Моллюски Белого моря / Скарлато, О.А., ed. Л.: Наука, 1987. 328 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР. Т. 151).
33. Морозова, О.А., Весман, А.В., Добротина, Е.Д., Тарасенко, А.Д., Шумская, Н.К., Лаврентьев, П.Я., Оношко, В.А. Особенности гидрохимической структуры вод Карского моря в летний период 2012 г. // Проблемы Арктики и Антарктики. 2013. Т. 1. N 95. С. 61-71.
34. Наумов, А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2006. 367 с.
35. Нинбург, Е.А. К экологии гидроидных полипов *Monobrachum parasitum* Mereschkowsky и *Perigonimus yoldiae-arcticae* Birula Кандалакшского залива // Труды Кандалакшского Государственного заповедника. 1975. Вып. 9. С. 228-234.
36. Носкович, А.Э., Павлова, Л.В. Репродуктивные особенности популяций двустворчатого моллюска *Masoma calcarea* (Bivalvia, Tellinidae) в Баренцевом и Печорском морях // Вестник Мурманского государственного технического университета. 2017. Т. 2. С. 463-471.
37. Определитель фауны и флоры Северных морей СССР / Гаевская, Н.С., ed. М.: Советская наука, 1948. 740 с.
38. Пергамент, Т.С. Бентос Карского моря // Проблемы Арктики. 1945. Т. 1. С. 102–132.
39. Петелин, В.П. Гранулометрический анализ морских донных осадков. М.: Наука, 1967. 128 с.
40. Скарлато, О.А. Двустворчатые моллюски умеренных вод северно-западной части Тихого океана. Л.: Наука, 1981. 480 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. 126).

41. Ушаков, П.В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. Москва: Изд-во акад. наук СССР, 1953. 462 с.
42. Федяков, В.В. Двустворчатые и раковинные брюхоногие моллюски бентоса Белого моря и закономерности их распределения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 1983. 18 с.
43. Федяков, В.В. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. Л.: ЗИН АН СССР, 1986. 125 с.
44. Филатова, З.А. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков // Труды Института Океанологии АН СССР. 1957. Т. 25. С. 195-215.
45. Филатова, З.А., Зенкевич, Л.А. Количественное распределение донной фауны Карского моря // Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва. 1957. Т. 8. С. 3–62.
46. Шульгина, Л.В., Соколенко, Д.А., Давлетшина, Т.А., Загородная, Г.И., Борисовец, Е.Э., Якуш, Е.В. Характеристика двустворчатого моллюска серрипеса гренландского (*Serripes groenlandicus*) в связи с его рациональным использованием // Известия ТИНРО. 2015. Т. 181. С. 263–272.
47. Ambrose, W.G., Carroll, M.L., Greenacre, M., Thorrold, S.R., McMahon, K.W. Variation in *Serripes groenlandicus* (Bivalvia) growth in a Norwegian high-Arctic fjord: evidence for local- and large-scale climatic forcing // Global Change Biology. 2006. Vol. 12. N 9. P. 1595-1607.
48. Bachelet, G. Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France) // Marine Biology. 1980. Vol. 59. N 2. P. 105-117.
49. Cardoso, J.F.M.F., Santos, S., Witte, J.I.J., Witbaard, R., van der Veer, H.W., Machado, J.P. Validation of the seasonality in growth lines in the shell of *Macoma balthica* using stable isotopes and trace elements // Journal of Sea Research. 2013. Vol. 82. P. 93-102.
50. Clarke, K.R., Somerfield, P.J., Gorley, R.N. Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2008. Vol. 366. P. 56-69.
51. Clarke, K.R., Warwick, R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. UK: Natural Environmental Research Council, 1994. 144 p.
52. Cloern, J.E., Nichols, F.H. A von Bertalanffy Growth Model with a Seasonally Varying Coefficient // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1978. Vol. 35. N 11. P. 1479-1482.

53. Denisenko, N.V., Rachor, E., Denisenko, S.G. Benthic fauna of the Southern Kara Sea // Siberian river run-off in the Kara Sea. 2003. P. 213-236. (Proceedings in Marine Science. V. 6).
54. Filippova, N.A., Gerasimova, A.V., Maximovich, N.V. Methodical recommendations for the description of soft bottom communities in the littoral zone // Marine Biology Research. 2015. 11. 10. 1076-1084.
55. Filippova, N.A., Kozin, V.V., Gerasimova, A.V., Maximovich, N.V. Unravelling heterogeneity of soft bottom communities in littoral zone using cluster analysis: Methodical recommendations // Journal of Sea Research. 2019. 146. 46-54.
56. Gerasimova, A., Maximovich, N. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability // Hydrobiologia. 2013. Vol. 706. N 1. P. 119-137.
57. Gerasimova, A.V., Filippova, N.A., Lisitsyna, K.N., Filippov, A.A., Nikishina, D.V., Maximovich, N.V. Distribution and growth of bivalve molluscs *Serripes groenlandicus* (Mohr) and *Macoma calcaria* (Gmelin) in the Pechora Sea // Polar Biology. 2019. In press.
58. Gerasimova, A.V., Martynov, F.M., Filippova, N.A., Maximovich, N.V. Growth of *Mya arenaria* L. at the northern edge of the range: heterogeneity of soft-shell clam growth characteristics in the White Sea // Helgoland Marine Research. 2016. Vol. 70. N 6. P. 1-14.
59. Gerasimova, A.V., Ushanova, E.V., Filippov, A.A., Filippova, N.A., Stogov, I.A., Maximovich, N.V. Long-term changes in cohort structure of the soft-shell clam *Mya arenaria* in the White Sea: growth rate affects lifespan and mortality // Marine Biology Research. 2017. P. 1-14.
60. Günther, C.-P., Fedyakov, V. Seasonal changes in the bivalve larval plankton of the White Sea // Marine Biodiversity. 2000. Vol. 30. N 3. P. 141-151.
61. Hanzlick, D., Aagaard, K. Freshwater and Atlantic water in the Kara Sea // Journal of Geophysical Research. 1980. Vol. 85. N C9. P. 4937-4942.
62. Jørgensen, L., Pearson, T., Anisimova, N., Gullikson, B., Dahle, S., Denisenko, S.G. Environmental influences on benthic fauna associations of the Kara Sea (Arctic Russia) // Polar Biology. 1999. V. 22. P. 395-416.
63. Kamenev, G.M., Kavun, V.Y., Tarasov, V.G., Fadeev, V.I. Distribution of bivalve mollusks *Macoma golikovi* Scarlato and Kafanov, 1988 and *Macoma calcaria* (Gmelin, 1791) in the shallow-water hydrothermal ecosystem of Kraternaya Bight (Yankich Island, Kuril

- Islands): connection with feeding type and hydrothermal activity of Ushishir Volcano // Continental Shelf Research. 2004. Vol. 24. N 1. P. 75-95.
64. Kennish, M.J., Olsson, R.K. Effects of thermal discharges on the microstructural growth of *Mercenaria mercenaria* // Environmental Geology. 1975. Vol. 1. N 1. P. 41-64.
65. Khim, B.-K. Stable isotope profiles of *Serripes groenlandicus* shells. I. Seasonal and interannual variations of Alaskan Coastal Water in the Bering and Chukchi Seas // Geosciences Journal. 2002. Vol. 6. N 4. P. 257-267.
66. Khim, B.-K., Krantz, D.E., Cooper, L.W., Grebmeier, J.M. Seasonal discharge of estuarine freshwater to the western Chukchi Sea shelf identified in stable isotope profiles of mollusk shells // Journal of Geophysical Research: Oceans. 2003. Vol. 108. N C9. P. 1-10.
67. Khim, B.K. Stable isotope profiles of *Serripes groenlandicus* shells. II. Occurrence in Alaskan coastal water in south St. Lawrence Island, northern Bering Sea // Journal of Shellfish Research. 2001. Vol. 20. N 1. P. 275-281.
68. Kilada, R.W., Roddick, D., Mombourquette, K. Age determination, validation, growth and minimum size of sexual maturity of the Greenland smoothcockle (*Serripes groenlandicus*, Bruguiere, 1789) in eastern Canada // Journal of Shellfish Research. 2007. Vol. 26. N 2. P. 443-450.
69. Kiyko, O.A., Pogrebov, V.B. Long-term benthic population changes (1920–1930s-present) in the Barents and Kara Seas // Marine Pollution Bulletin. 1997. 35. 7. 322-332.
70. Kulakov, M.Y., Pogrebov, V.B., Timofeyev, S.F., Chernova, N.V., Kiyko, O.A. Ecosystem of the Barents and Kara Seas coastal segment // / Edited by . Vol. 14. Harvard University Press. Cambridge, MA, 2004. P. 1139-1176. // The Global Coastal Ocean. Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses / Robinson, A.R., Brink, K.H., ed. Massachusetts: Harvard University Press, 2004. 14. 1139-1176. (The Sea: Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas.
71. Legendre, P., Legendre, L. Numerical Ecology. Third English edition. Amsterdam: Elsevier Science B.V., 2012. 1006 p. (Developments in Environmental Modelling. Vol. 24).
72. List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic Seas and adjacent deep waters / Sirenko, B.I., ed. St.-Petersburg, 2001. 129 p. (Exploration of the Fauna of the Sea. Vol. 51(59)).
73. MacDonald, B.A., Thomas, M.L.H. Age determination of the soft-shell clam *Mya arenaria* using shell internal growth lines // Marine Biology. 1980. Vol. 58. N 2. P. 105-109.
74. Murawski, S.A., Ropes, J.W., Serchuk, F.M. Growth of the ocean quahog, *Arctica islandica*, in the Middle Atlantic Bight // Fishery Bulletin. 1982. Vol. 80. P. 21-34.

75. Nishimura, S. The zoogeographical aspects of the Japan sea. Part III // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 1966. Vol. 13. N 5. P. 365-384.
76. Ockelmann, W.K. The Zoology of East Greenland. Marine Lamellibranchia // Medd. om. Gronland. 1958. Bd. 122. N 2-4. P. 1-256.
77. Oertzen, J.A. Cycles and rates of reproduction of six bivalves of different zoogeographical origin // Marine Biology. 1972. Vol. 14. P. 143-149.
78. Pannella, G., MacClintock, C. Biological and Environmental Rhythms Reflected in Molluscan Shell Growth // Memoir (The Paleontological Society). 1968. Vol. 2. P. 64-80.
79. Petersen, G.H. Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disko Bugt area of West Greenland // Ophelia. 1978. Vol. 17. N 1. P. 95-120.
80. Quinn, G.P., Keough, M.J. Experimental Design and Data Analysis For Biologists. New York: Cambridge University Press, 2002. 553 p.
81. Rasmussen, E. Systematics and ecology of the Ice-Fjord Marine Fauna (Denmark) // Ophelia. 1973. Vol. 11. P. 1-507.
82. Sukhotin, A.A. Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. 1992. Vol. 101. N 1-2. P. 41-57.
83. Sukhotin, A.A., Kulakowski, E.E. Growth and population dynamics in mussels (*Mytilus edulis* L.) cultured in the White Sea // Aquaculture. 1992. Vol. 101. N 1-2. P. 59-73.
84. Taylor, A.C., Brand, A.R. A Comparative Study of the Respiratory Responses of the Bivalves *Arctica islandica* (L.) and *Mytilus edulis* L. to Declining Oxygen Tension // Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 1975. Vol. 190. N 1101. P. 443-456.
85. Thompson, I., Jones, D.S., Dreibelbis, D. Annual internal growth banding and life history of the ocean quahog *Arctica islandica* (Mollusca: Bivalvia) // Marine Biology. 1980. Vol. 57. N 1. P. 25-34.
86. Thorson, G. The larval development, growth, and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas B N 6 tomax. København: C.A. Reitzel, 1936. Bd. 100. 155 p. (Meddelelser om Grønland, udgivne af Kommmissionen for videnskabelige undersøgelser i Grønland).
87. Vedenin, A.A., Galkin, S.V., Kozlovskiy, V.V. Macrobenthos of the Ob Bay and adjacent Kara Sea shelf // Polar Biology. 2015. Vol. 38. N 6. P.829-844.
88. Witbaard, R. Growth variations in *Arctica islandica* L. (Mollusca): a reflection of hydrography-related food supply // ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil. 1996. Vol. 53. N 6. P. 981-987.

Приложение

Табл.1. Абиотические характеристики станций

номер станции	Широта / Долгота	Дата	Глубина, м	Галечники, >10 мм	Гравий, 10-1 мм	Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	Алевриты, 0,1-0,005 мм	Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	O ₂ мл/л	pH	T, °C	S, ‰
1	71°52'2" / 59°15'5"	10.08.2012	155	0,0	0,0	0,0	0,5	0,9	93,7	4,9	7,0	8,1	-0,3	34,3
2	73°9'50" / 60°50'26"	12.08.2012	115	0,0	0,0	0,0	0,9	13,9	82,6	2,6	7,2	8,0	-0,5	34,3
3	74°47'25" / 64°25'58"	16.08.2012	58	0,0	0,0	0,1	1,0	28,5	70,0	0,4	8,7	8,1	-0,9	34,0
4	75°23'29" / 66°12'20"	18.08.2012	306	0,0	0,2	0,0	1,7	1,7	93,1	3,3	7,3	8,0	-0,6	34,5
5	75°56'13" / 68°12'24"	19.08.2012	282	0,0	0,5	0,5	2,9	2,5	91,2	2,4	7,0	8,0	-0,7	34,4
6	75°44'13" / 68°8'19"	19.08.2012	294	0,0	0,0	0,5	2,6	2,4	92,2	2,3	6,7	8,0	-0,9	34,4
7	75°24'29" / 68°21'20"	19.08.2012	233	0,0	0,2	0,3	1,8	2,3	93,2	2,2	7,3	8,0	-0,6	34,4
8	75°7'27" / 67°55'42"	19.08.2012	200	0,0	0,0	0,5	2,2	3,7	91,7	1,9	8,0	8,0	-0,5	34,3
9	74°48'36" / 67°28'0"	20.08.2012	146	0,0	0,0	0,6	2,5	4,4	91,0	1,5	8,0	8,0	-0,7	34,3
10	74°30'7" / 66°12'19"	18.08.2012	185	0,0	0,0	0,0	0,5	7,3	89,0	3,2	7,5	8,0	-0,8	34,3
11	74°43'40" / 66°12'19"	18.08.2012	122	0,0	0,0	0,7	2,4	4,9	90,4	1,6	7,8	8,0	-0,8	34,2
12	74°57'23" / 66°12'19"	18.08.2012	191	0,0	0,4	0,8	2,7	5,5	88,4	2,2	8,1	8,0	-0,6	34,3
13	75°11'7" / 66°12'19"	18.08.2012	227	0,0	0,4	0,7	2,6	3,4	91,0	1,9	7,7	8,0	-0,6	34,4
14	75°36'10" / 66°12'20"	18.08.2012	303	0,0	0,6	0,8	2,5	2,6	91,4	2,1	7,1	8,0	-0,6	34,5
15	75°43'20" / 66°28'20"	19.08.2012	308	0,0	1,0	0,8	2,3	1,9	91,2	2,8	7,0	8,0	-0,6	34,5

номер станции	Широта / Долгота	Дата	Глубина, м	Галечники, >10 мм	Гравий, 10-1 мм	Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	Алевриты, 0,1-0,005 мм	Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	O ₂ мл/л	pH	T, °C	S, ‰
16	75°27'30" / 64°39'36"	15.08.2012	339	0,0	1,8	1,0	1,7	2,5	90,9	2,1	7,1	8,0	-0,5	34,5
17	75°16'35" / 64°25'59"	15.08.2012	348	0,0	1,6	0,9	1,4	1,9	92,1	2,1	7,1	8,0	-0,5	34,5
18	75°2'31" / 64°25'59"	16.08.2012	270	0,0	0,0	0,0	0,4	2,0	93,2	4,4	7,1	8,0	-0,6	34,5
19	74°32'23" / 64°25'58"	16.08.2012	73	0,0	0,1	0,2	2,0	38,0	59,0	0,7	7,9	8,0	-0,8	34,1
20	74°18'31" / 64°25'58"	16.08.2012	73	0,0	0,0	0,1	0,8	4,3	90,5	4,3	7,9	8,0	-0,8	34,1
21	74°3'25" / 64°25'58"	17.08.2012	110	0,0	0,0	0,1	1,1	4,8	89,4	4,6	7,1	8,0	-0,6	34,2
22	73°37'31" / 62°45'27"	14.08.2012	208	0,0	0,2	0,0	0,2	0,5	97,1	2,0	7,0	8,0	-0,6	34,4
23	73°54'6" / 62°45'27"	14.08.2012	147	0,0	0,1	0,0	0,2	0,4	97,6	1,7	7,0	8,0	-0,7	34,3
24	74°9'38" / 62°45'27"	14.08.2012	207	0,0	0,1	0,0	0,2	0,3	97,5	1,9	7,0	8,0	-0,6	34,4
25	74°24'4" / 62°45'27"	15.08.2012	290	0,0	0,1	0,0	0,3	0,3	97,2	2,1	7,4	8,0	-0,5	34,4
26	74°37'43" / 62°45'27"	15.08.2012	333	0,0	0,3	0,1	0,6	1,4	92,9	4,7	7,1	8,0	-0,4	34,5
27	74°55'25" / 62°45'31"	15.08.2012	375	0,0	0,3	0,1	0,7	1,3	92,0	5,6	7,1	8,0	-0,4	34,5
28	74°4'44" / 60°47'4"	11.08.2012	320	0,0	0,0	0,0	0,4	3,5	89,9	6,2	7,1	8,0	-0,6	34,5
29	73°18'27" / 59°3'45"	11.08.2012	402	0,0	0,0	0,0	0,4	1,4	92,6	5,6	6,7	8,2	-0,9	34,5
30	73°3'21" / 59°5'43"	11.08.2012	415	0,0	0,0	0,1	0,3	0,8	93,6	5,2	6,7	8,2	-0,9	34,5
31	72°49'24" / 59°7'38"	10.08.2012	325	0,0	0,0	0,1	0,3	0,7	93,5	5,4	7,0	8,0	-0,6	34,5
32	72°34'59" / 59°9'47"	10.08.2012	190	0,3	0,4	0,1	0,7	2,1	91,5	4,9	7,0	8,0	-0,5	34,4
33	72°19'58" / 59°11'33"	10.08.2012	137	0,5	0,8	0,1	0,9	3,4	89,6	4,7	7,2	8,0	-0,6	34,3

номер станции	Широта / Долгота	Дата	Глубина, м	Галечники, >10 мм	Гравий, 10-1 мм	Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	Алевриты, 0,1-0,005 мм	Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	O ₂ мл/л	pH	T, °C	S, ‰
34	72°4'40" / 59°13'18"	10.08.2012	121	0,2	0,3	0,1	0,6	2,3	92,0	4,5	7,2	8,0	-0,5	34,3
35	71°52'28" / 60°50'26"	13.08.2012	136	0,0	0,1	0,2	0,9	5,1	89,5	4,2	7,0	8,0	-0,5	34,4
36	72°12'42" / 61°07'42"	12.08.2012	135	0,0	0,1	0,1	0,7	4,3	91,6	3,2	7,0	8,0	-0,5	34,4
37	72°32'27" / 60°50'26"	12.08.2012	125	0,0	0,2	0,1	0,5	3,4	93,7	2,1	7,0	8,0	-0,4	34,3
38	72°51'19" / 60°50'26"	12.08.2012	139	0,0	0,2	0,1	0,4	2,5	96,0	0,8	7,2	8,0	-0,5	34,3
39	73°28'59" / 60°47'3"	12.08.2012	190	0,0	0,1	0,1	0,3	1,3	94,2	4,0	7,0	8,2	-0,6	34,4
40	73°44'53" / 60°50'26"	11.08.2012	154	0,0	0,1	0,1	0,3	1,5	92,2	5,8	7,0	8,2	-0,6	34,4
41	75°44'11" / 70°22'49"	21.08.2012	153	0,0	0,1	0,1	0,2	1,7	97,1	0,8	7,3	8,1	-0,4	34,2
42	75°44'11" / 69°18'15"	21.08.2012	285	0,0	0,2	0,1	1,2	1,9	94,7	1,9	7,2	8,0	-1	34,4
43	75°24'29" / 69°18'15"	21.08.2012	184	0,0	0,2	0,1	0,9	1,8	95,6	1,4	7,2	8,0	-1	34,3
44	75°24'29" / 70°32'28"	22.08.2012	184	0,0	0,1	0,1	0,2	1,9	97,0	0,7	7,2	8,0	-0,5	34,3
45	75°7'27" / 69°18'15"	21.08.2012	91	0,0	0,1	0,1	0,6	1,8	95,8	1,6	8,0	8,2	-1,1	33,7
46	75°7'27" / 70°32'28"	22.08.2012	43	0,0	0,1	0,0	0,2	10,8	88,8	0,1	8,3	8,3	-0,7	33,5
47	75°7'27" / 71°50'55"	23.08.2012	33	0,0	0,1	0,0	0,2	16,3	83,4	0,0	8,3	8,2	-0,5	33,2
48	75°7'27" / 73°52'45"	24.08.2012	36	0,0	0,1	0,0	0,1	15,0	84,8	0,0	8,3	8,2	-0,7	33,1
49	75°15'53" / 73°5'16"	24.08.2012	37	0,0	0,1	0,1	0,2	14,0	85,5	0,1	8,4	8,1	-0,1	33,0
50	75°28'57" / 71°50'55"	23.08.2012	126	0,0	0,0	0,0	0,2	12,3	87,4	0,1	7,8	8,1	-1	34,0
51	75°54'28" / 69°18'16"	21.08.2012	340	0,0	0,2	0,2	1,1	1,7	95,1	1,7	6,8	8,0	-0,7	34,4

номер станции	Широта / Долгота	Дата	Глубина, м	Галечники, >10 мм	Гравий, 10-1 мм	Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	Алевриты, 0,1-0,005 мм	Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	O ₂ мл/л	pH	T, °C	S, ‰
52	74°48'16" / 69°18'15"	21.08.2012	38	0,0	0,1	0,1	0,5	1,6	96,5	1,2	8,2	8,2	0,5	33,2
53	74°48'16" / 70°32'28"	22.08.2012	30	0,0	0,1	0,0	0,2	15,5	84,2	0,0	8,2	8,1	1	32,9
54	74°48'36" / 71°50'55"	23.08.2012	30	0,0	0,2	0,0	0,1	22,4	77,3	0,0	8,2	8,1	0,1	32,9
55	74°48'36" / 73°5'16"	24.08.2012	29	0,0	0,0	0,0	0,1	15,6	84,3	0,0	8,2	8,1	-0,7	32,9
56	74°48'36" / 74°30'58"	16.09.2012	33,5	0,0	0,1	0,0	0,3	21,0	78,6	0,0	7,6	8,1	-1,4	32,9
57	74°48'36" / 75°35'18"	16.09.2012	39,5	0,0	0,4	1,3	2,0	59,3	36,5	0,5	7,6	8,1	-1,6	32,9
58	74°27'15" / 70°32'28"	22.08.2012	22	0,0	0,1	0,0	0,2	19,5	80,2	0,0	7,5	8,3	4,7	32,3
59	74°27'15" / 71°50'55"	23.08.2012	26	0,0	0,1	0,0	0,1	27,4	72,4	0,0	8,2	8,1	2,5	32,8
60	74°27'15" / 73°5'16"	24.08.2012	31	0,1	0,4	0,0	0,1	5,8	93,5	0,1	8,3	8,1	-1	32,8
61	74°27'14" / 74°30'58"	15.09.2012	30	0,0	0,0	0,0	0,5	27,7	71,3	0,5	6,9	8,0	-1,6	33,0
62	74°6'36" / 76°54'10"	15.09.2012	31	0,0	0,1	0,2	32,0	45,3	22,4	0,0	7,1	8,0	-1,4	32,7
63	74°27'14" / 75°35'18"	16.09.2012	33	0,0	0,0	0,0	5,8	72,5	21,6	0,1	6,9	8,0	-1,6	33,0
64	74°6'36" / 73°5'16"	24.08.2012	30	0,0	0,0	0,0	0,3	14,0	85,7	0,0	7,9	8,1	-0,1	32,4
65	74°6'36" / 74°30'58"	15.09.2012	29	0,0	0,1	0,1	0,7	35,0	62,5	1,6	7,1	8,0	-0,1	32,7
66	74°6'36" / 75°35'18"	15.09.2012	32	0,0	0,0	0,0	0,1	1,6	96,9	1,4	7,1	8,0	-1,4	32,7
67	73°56'44" / 73°5'16"	24.08.2012	32	0,0	0,0	0,0	0,3	13,5	86,2	0,0	7,9	8,1	-0,1	32,4
68	73°48'49" / 75°35'18"	13.09.2012	21	0,0	0,0	0,1	14,5	82,0	3,4	0,0	7,5	8,0	1,2	31,5
69	73°53'8" / 76°54'10"	13.09.2012	28	0,0	0,3	0,1	12,6	70,8	16,2	0,0	6,1	7,9	-1,2	32,4

номер станции	Широта / Долгота	Дата	Глубина, м	Галечники, >10 мм	Гравий, 10-1 мм	Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	Алевриты, 0,1-0,005 мм	Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	O ₂ мл/л	pH	T, °C	S, ‰
70	74°34'17" / 76°54'11"	16.09.2012	29	0,0	0,0	0,5	67,1	30,2	2,2	0,0	6,8	8,0	-1,6	32,7
71	74°0'1" / 78°26'32"	15.09.2012	27	0,0	0,3	0,3	15,3	72,5	11,6	0,0	6,1	7,9	-1,6	32,4
72	74°27'15" / 69°18'15"	21.08.2012	30	0,0	0,1	0,1	0,3	2,1	97,1	0,3	7,9	8,1	2,6	33,0
73	74°16'49" / 70°32'28"	22.08.2012	19	0,1	0,2	0,0	0,6	15,1	84,0	0,0	7,3	8,2	5,8	31,6
74	74°6'36" / 71°50'55"	23.08.2012	21,6	0,0	0,2	0,0	0,0	33,9	65,9	0,0	7,4	8,2	5,2	31,5
75	73°45'15" / 74°30'58"	25.08.2012	15	0,0	0,0	0,0	0,0	33,9	66,1	0,0	7,0	8,1	3	29,7
76	74°3'25" / 66°5'7"	17.08.2012	124	0,0	0,0	0,0	0,5	7,5	89,2	2,8	7,3	8,1	-0,9	34,2
77	73°34'24" / 64°29'19"	26.08.2012	108	0,0	0,0	0,1	1,0	8,4	88,7	1,8	7,3	8,1	-0,8	34,2
78	71°52'2" / 62°48'54"	27.08.2012	122	0,0	1,0	0,2	1,2	12,4	81,2	4,0	7,0	8,0	-0,5	34,4
79	73°42'00" / 70°20,2'	25.08.2012	21	0,2	0,5	0,1	1,2	14,4	83,6	0,0	7,0	8,1	5,3	31,5
80	73°12'34" / 62°29'29"	14.08.2012	108	0,0	0,1	0,1	0,4	0,9	97,0	1,5	7,3	8,0	-0,7	34,2
81	72°43'34" / 61°52'31"	13.08.2012	92	0,0	0,2	0,1	1,1	3,1	93,8	1,7	7,2	8,0	-0,6	34,0
82	72°17'47" / 63°13'11"	26.08.2012	72	0,0	0,5	0,2	2,0	13,5	81,7	2,1	7,2	8,0	-0,7	34,0
83	72°43'34" / 63°38'9"	26.08.2012	47,5	0,0	0,5	0,1	1,7	14,3	81,5	1,9	7,1	8,1	-0,9	33,8
84	73°12'34" / 64°7'0"	26.08.2012	86	0,0	0,1	0,2	1,3	11,5	85,0	1,9	7,3	8,0	-0,8	34,2
85	71°52'28" / 61°49'33"	13.08.2012	150	0,0	0,4	0,2	1,0	8,4	86,4	3,6	7,0	8,0	-0,5	34,4
86	72°17'47" / 62°17'9"	13.08.2012	98	0,0	0,3	0,2	0,9	7,0	88,5	3,1	6,6	8,0	-0,7	34,1
87	72°43'34" / 62°45'4"	13.08.2012	83	0,0	0,2	0,1	0,8	5,3	91,1	2,5	7,2	8,0	-1	34,0

номер станции	Широта / Долгота	Дата	Глубина, м	Галечники, >10 мм	Гравий, 10-1 мм	Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	Алевриты, 0,1-0,005 мм	Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	O ₂ мл/л	pH	T, °C	S, ‰
88	73°12'34" / 63°18'4"	14.08.2012	96	0,0	0,2	0,1	0,7	3,6	93,1	2,3	7,3	8,0	-0,8	34,2
89	73°29'57" / 63°37'14"	14.08.2012	146	0,0	0,2	0,1	0,6	4,3	92,6	2,2	7,3	8,1	-0,8	34,3
90	73°44'53" / 64°29'19"	17.08.2012	180	0,0	0,0	0,1	1,1	7,3	89,4	2,1	7,3	8,1	-0,9	34,3
91	73°44'53" / 66°5'7"	17.08.2012	52	0,0	0,1	0,1	0,7	6,9	90,3	1,9	7,7	8,2	-0,9	33,8
92	73°44'54" / 67°39'33"	20.08.2012	42	0,0	0,1	0,1	0,3	8,6	90,8	0,1	7,6	8,1	-0,2	33,2
93	73°44'53" / 69°10'36"	20.08.2012	19	0,1	0,2	0,1	0,7	6,8	92,0	0,1	7,0	8,0	3,1	32,2
94	73°44'53" / 70°32'28"	22.08.2012	20	0,2	0,4	0,1	1,0	14,6	83,7	0,0	7,0	8,1	5,9	31,5
95	73°44'53" / 71°50'55"	23.08.2012	21	0,0	0,1	0,0	0,3	22,7	76,9	0,0	7,2	8,1	6,4	30,6
96	73°39'0" / 73°5'16"	25.08.2012	30	0,0	0,0	0,0	0,3	17,7	82,0	0,0	7,4	8,1	-0,6	32,3
97	73°33'28" / 71°50'50"	25.08.2012	14,5	0,0	0,1	0,0	0,6	14,2	85,1	0,0	7,2	8,1	4,7	31,0
98	74°3'26" / 67°39'33"	20.08.2012	53	0,0	0,2	0,1	0,3	2,0	97,3	0,1	7,7	8,2	-0,2	33,8
99	74°3'25" / 69°10'36"	20.08.2012	19	0,0	0,1	0,1	0,5	4,3	94,8	0,2	7,3	8,1	3,5	32,2
100	74°3'25" / 70°32'28"	22.08.2012	17,3	0,1	0,2	0,0	0,8	14,9	84,0	0,0	7,3	8,1	6,4	31,8
101	74°30'8" / 67°39'33"	20.08.2012	120	0,0	0,2	0,2	0,5	2,3	96,0	0,8	7,2	8,1	-1	34,1
102	73°32'19" / 66°5'1"	26.08.2012	95	0,0	0,1	0,2	0,9	6,3	91,7	0,8	7,6	8,1	-1	34,0
103	73°30'7" / 67°39'26"	25.08.2012	42,5	0,0	0,3	0,2	0,9	5,8	92,7	0,1	7,6	8,1	-0,2	33,2
104	73°28'0" / 69°10'28"	25.08.2012	21,5	0,1	0,2	0,1	1,0	9,6	89,0	0,0	7,0	8,1	1,8	32,6
105	76,1728 / 67,67191	30.08.2013	15	-	-	-	-	-	-	-	7,3	8,2	6,5	31,2

номер станции	Широта / Долгота	Дата	Глубина, м	Галечники, >10 мм	Гравий, 10-1 мм	Псаммиты грубые, 1-0,5 мм	Псаммиты средние, 0,5-0,25 мм	Псаммиты мелкие, 0,25-0,1 мм	Алевриты, 0,1-0,005 мм	Глинистые илы (пелиты), <0,005 мм	O ₂ мл/л	pH	T, °C	S, ‰
106	76,70992/ 69,03671	28.08.2013	5,4	0,0	0,0	0,0	0,1	76,9	23,0	0,0	7,1	8,2	6,8	30,7
107	75,07139/ 82,06304	28.08.2013	4,2	0,0	0,1	1,0	0,1	51,8	47,0	0,0	7,8	8,0	6,8	30,6
108	74,62788/ 79,21716	27.08.2013	5,2	0,0	0,0	0,1	1,0	54,5	44,4	0,0	7,5	8,0	6,8	30,7
109	73,07804/ 79,11236	27.08.2013	4,5	0,0	0,0	1,7	0,3	24,5	73,5	0,0	7,6	8,0	6,8	30,6
110	73,45349/ 75,39513	26.08.2013	8	0,0	2,3	14,7	0,0	2,0	80,3	0,7	7,7	8,0	6,8	30,7
111	73,23053/ 76,12299	26.08.2013	4	0,0	2,8	3,8	4,2	39,2	50,0	0,0	7,6	8,0	6,8	30,6
112	73,11312/ 74,33163	25.08.2013	8,3	0,0	0,5	2,8	26,7	58,3	11,7	0,0	7,9	8,1	6,8	30,7
113	73,47098/ 70,95304	25.08.2013	6,1	0,0	0,0	0,0	7,1	73,4	19,5	0,0	7,5	8,1	6,8	30,7
114	73,25229/ 70,00336	24.08.2013	7,9	0,0	0,0	0,9	22,4	74,0	2,7	0,0	7,2	8,1	6,8	30,7
115	72,8031/ 69,22297	23.08.2013	7,5	2,2	0,8	0,7	7,8	81,4	7,1	0,0	7,8	8,1	6,8	30,7
116	72,13042/ 68,66357	21.08.2013	14,5	0,0	0,9	0,9	11,1	81,8	5,3	0,0	7,2	8,1	6,5	31,2
117	70,46085/ 59,09922	20.08.2013	12,5	10,6	70,2	13,1	1,8	2,5	1,8	0,0	7,1	8,2	6,7	31,0
118	70,78281/ 57,48323	20.08.2013	13,3	0,0	1,1	5,3	5,5	52,9	35,2	0,0	7,5	8,3	6,5	31,1
119	68,88512/ 55,71397	30.08.2013	10	-	-	-	-	-	-	-	6,8	8,2	6,8	30,8

T – температура; S – соленость; “-” – означает отсутствие данных

Табл. 2. Численность видов (экз./0,1 м²) с встречаемостью более 50% на станциях обнаружения *Macoma calcaria*

Номер станции/ Виды	Численность, экз./0,1 м ²										
	<i>Maldane sarsi</i>	<i>Pectinaria hyperborea</i>	<i>Phyllodoce groenlandica</i>	<i>Praxillella sp.</i>	<i>Scoletoma fragilis</i>	<i>Scoloplos acutus</i>	<i>Terebellides stroemi</i>	<i>Astarte sp.</i>	<i>Macoma calcaria</i>	<i>Macoma moesta</i>	<i>Golfingia sp.</i>
46	9,333	0,000	0,000	0,000	1,333	0,000	1,667	0,000	2,000	0,000	0,000
47	18,333	2,667	0,667	0,333	1,667	0,333	0,333	2,667	9,667	2,667	1,333
48	2,667	0,000	0,667	0,333	1,000	0,333	0,667	1,000	1,333	0,000	1,333
49	3,000	0,333	0,333	0,000	0,000	0,333	0,333	0,333	6,000	1,000	0,667
52	7,667	2,667	0,667	0,333	0,000	0,667	0,333	6,000	0,333	1,000	1,000
53	1,333	0,000	2,000	0,000	0,333	2,000	0,000	0,000	2,667	0,333	0,333
54	2,333	1,667	0,667	0,333	0,000	0,667	0,333	2,667	4,333	2,000	0,333
56	8,333	0,333	0,333	1,333	1,333	2,333	3,667	9,000	1,000	4,333	0,667
57	6,667	6,333	0,000	0,000	0,667	0,000	2,333	9,333	0,333	2,000	0,333
58	0,000	0,667	2,667	1,667	0,000	5,333	1,000	0,000	2,333	0,333	0,000
59	0,000	0,333	0,333	2,333	0,000	3,333	0,333	1,333	2,333	0,667	0,667
60	0,000	2,667	0,000	1,333	0,000	1,000	0,000	3,333	0,333	0,333	0,000
61	15,333	0,000	0,333	3,000	2,000	10,333	6,667	11,333	2,333	1,333	0,333
63	3,000	2,000	1,000	0,667	1,667	9,000	4,333	13,333	0,667	2,333	0,000
64	0,667	6,667	0,000	1,333	0,000	0,333	1,333	21,333	0,333	0,667	0,000
69	0,000	0,000	1,000	2,333	2,000	2,333	0,333	12,000	0,333	2,000	0,333
72	0,667	0,333	1,000	0,000	2,000	5,000	0,667	0,000	6,667	1,000	0,333
74	0,000	0,333	0,333	0,000	0,000	4,333	0,000	6,333	2,000	1,667	0,000
79	0,000	1,333	3,333	1,333	0,667	2,667	0,333	1,333	4,667	1,667	0,333
83	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000	0,333	10,333	0,667	0,000	0,000
92	1,000	0,333	0,000	1,333	3,333	4,000	3,667	4,667	0,667	0,000	0,000
93	0,000	0,000	0,667	0,667	0,000	4,333	0,333	0,333	0,667	0,667	0,333
94	0,000	3,000	0,000	0,000	0,000	0,333	0,000	0,000	4,333	0,667	0,000
95	0,000	0,000	0,333	0,000	0,000	1,000	0,000	4,667	0,667	0,667	0,000
98	23,333	0,333	0,000	0,000	2,333	0,333	0,000	0,333	6,333	1,000	0,333
99	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	6,000	0,000	0,000	0,667	0,000	0,000
103	10,000	2,000	0,000	0,000	0,333	0,000	0,000	18,000	12,000	5,000	0,000
104	0,000	0,000	2,333	0,667	0,000	7,333	0,000	0,000	1,667	0,333	0,000

Табл. 3. Биомасса видов (г/0,1 м²) с встречаемостью более 50% на станциях обнаружения *Macoma calcaria*

Номер станции\ Виды	Биомасса, г/0,1 м ²										
	<i>Maldane sarsi</i>	<i>Pectinaria hyperborea</i>	<i>Phyllodoce groenlandica</i>	<i>Praxillella sp.</i>	<i>Scoletoma fragilis</i>	<i>Scoloplos acutus</i>	<i>Terebellides stroemi</i>	<i>Astarte sp.</i>	<i>Macoma calcaria</i>	<i>Macoma moesta</i>	<i>Golfingia sp.</i>
46	3,773	0,000	0,000	0,000	0,532	0,000	0,014	0,000	0,563	0,000	0,000
47	6,757	0,543	0,045	0,002	0,009	0,003	0,003	6,354	4,735	1,058	1,094
48	0,451	0,000	0,074	0,024	0,008	0,001	0,009	0,007	0,227	0,000	0,057
49	0,339	0,078	0,002	0,000	0,000	0,045	0,005	0,023	1,797	0,493	0,878
52	4,792	0,474	0,016	0,011	0,000	0,004	0,024	5,633	0,003	0,072	0,401
53	0,073	0,000	0,095	0,000	0,098	0,084	0,000	0,000	2,237	0,291	0,007
54	0,567	0,317	0,199	0,034	0,000	0,005	0,018	7,375	4,268	1,517	1,265
56	1,156	0,059	0,008	0,124	0,006	0,028	0,103	5,073	0,151	1,005	0,646
57	2,784	1,870	0,000	0,000	0,002	0,000	0,137	3,871	0,420	0,461	1,627
58	0,000	0,208	0,062	0,032	0,000	0,072	0,217	0,000	1,581	0,005	0,000
59	0,000	0,015	0,005	0,246	0,000	0,094	0,020	0,051	5,617	0,703	0,020
60	0,000	0,866	0,000	0,153	0,000	0,005	0,000	6,733	0,680	0,208	0,000
61	1,816	0,000	0,007	0,249	0,036	0,196	0,254	18,405	2,673	0,784	0,118
63	1,364	1,030	0,269	0,136	0,033	0,117	0,218	17,080	2,158	2,596	0,000
64	0,356	2,756	0,000	0,084	0,000	0,005	0,143	25,231	0,878	0,202	0,000
69	0,000	0,000	0,016	0,192	0,018	0,052	0,030	4,101	1,564	2,339	0,001
72	0,519	0,050	0,301	0,000	0,013	0,172	0,034	0,000	5,997	0,959	0,054
74	0,000	0,202	0,003	0,000	0,000	0,090	0,000	4,571	1,966	1,068	0,000
79	0,000	0,307	0,642	0,071	0,020	0,109	0,031	1,328	2,389	0,205	0,017
83	0,000	0,000	0,000	0,000	0,015	0,013	0,261	4,540	0,614	0,000	0,000
92	0,122	0,153	0,000	0,077	0,060	0,008	0,421	1,668	1,511	0,000	0,000
93	0,000	0,000	0,021	0,021	0,000	0,131	0,046	0,001	0,507	0,186	0,103
94	0,000	0,664	0,000	0,000	0,000	0,011	0,000	0,000	1,861	0,466	0,000
95	0,000	0,000	0,080	0,000	0,000	0,069	0,000	0,129	0,162	0,271	0,000
98	2,961	0,006	0,000	0,000	0,011	0,009	0,000	0,043	4,187	0,601	0,045
99	0,000	0,000	0,032	0,000	0,000	0,120	0,000	0,000	1,360	0,000	0,000
103	3,306	0,431	0,000	0,000	0,098	0,000	0,000	17,442	8,622	2,549	0,000
104	0,000	0,000	0,182	0,032	0,000	0,273	0,000	0,000	0,538	0,457	0,000

Табл. 4. Возраст и размеры раковин во время «зимних» остановок роста *Macoma calcarea*, оцененные по внешней морфологии раковины

[illegible]

номер станции	Длина раковины, мм	Размер раковины во время зимней остановки роста, мм																возраст, годы
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
49	5,5	1,1	1,8	2,6	3,8													4
49	12,6				3,2	5,2	6,5	8,2	10,5	11,9								-
49	14,26					4,4	6,37	8,21	10,7									9
49	16,3					5,1	7,2	9,35	11,4	13,1	15,2							9
49	18,56						7,9	11,4	13,9	15,4								10
49	18,9					5,9	7,8	9,9	12,5	15,4								9
49	19,3						7,6	9,85	12	13,4	16,2	18,1						11
49	21,6						7,5	10,2	12,5	14,58	17,4	19,6						14
52	4,5		1,7	2,6	3,6													4
53	3,7		1,6	2,8														3
53	7,9		1,9	3,1	4,9													5
53	9,14	1,1	1,8	3	4,7	7,6												5
53	17,1				3,9	5,1	7,9	10,2	13,1	15,5								9
53	21,11				4,7	6,6	8,2	10,2	12,4	15	17,6							12
53	25,13								10,6	14,6	17,4	23,4	24,5					12
54	5,3		2	2,5	3,5													4
54	5,8	0,9	1,7	2,6	3,9													4
54	6,2		1,8	2,9	4,1	5,6												4
54	7,33	1,2	1,7	2,4	3,2	4,9												5
54	9,11			2,5	3,9	5,3	6,7	8										6
54	17					5,9	8	11,5	14,1	16,1								9
54	18,5				3,7	5,1	6,8	8,3	10,4	12,5	13,2	14,6						11
54	20,9			2,6		6,15	7,7	9,4	12,4	15,1	16,6	18,8						11
54	21,7						7,7	9,4	11,1	13,7	17,3							12
54	22,3					6,1	8,1	10,3	14,9	18	20	21,1						11
56	5			2,8	4,1													4
56	6,8			2,6	3,8	5,6												5
56	15,73					5,3	6,8	8,5	11,4	13,22	14,9							10
57	23,1			3,1	4,2	5,3	7,4	9	10,9	13	14,6	16,4	18,1	19				15
58	5,3	0,9	1,7	2,3	3,4													4
58	5,4	0,8	1,6	2,3	3,4													4
59	6,47	0,8	1,3	2,15	3,7	5,3												5
59	7,6	1	1,8	2,5	3,2	4,8	6,5											6
59	27,1					5,5	6,9	12,8	14,7	18,1	20,7			26,3				13
59	35,8					5	7,3											-
61	13,47						6,7	8,4	10,8	12,4								9

номер станции	Длина раковины, мм	Размер раковины во время зимней остановки роста, мм																возраст, годы
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
61	23,14						7,71	9,5	12,7	15,2								-
61	34,2				3,4	4,9	6,9	10,8	13,7	15,5	18,6	22,5	26,1					17
72	5,27	1	1,5	2,5	4,1													4
72	5,6		1,5	2,4	3,4													4
72	5,6		1,4	2,6	3,3	4,6												5
72	7,3		2,1	3,4	4,7	6,8												5
72	8,17		1,8	2,5														6
72	8,5		2,1	2,8	3,7	5												6
72	9,04		1,6	2,4	3,8	5,5	6,9											6
72	11,9				3,3	4,7	6,8	9,7										7
72	15,9						7,3	9,2	10,6									9
72	16				4,1	4,9	6,1	7,74	10,1	12,8	14,7							10
72	17,3					5,6	7,9	8,58	10,3	12,6	15,7							10
72	25,03							7,8	10,4	12,83	18,8	21,2	22,7	23,6				12
72	25,8							8,4	10,6	13,3	15,8	17,6						14
72	29,5				4	6,1	7,5	9,1	10,04	12,6	14,2	16	17,9	21,3	23,5			-
72	34,3					5,2	6,6	9,5	12,5	13,74	17,3	19,2	21,9	25,1				-
74	17,2			2,5	3,5	4,5	5,6	7,8	9,5	12,1	13,4	15,7						11
74	17,6			2,75	4,5	5,47	6,5	8,4	11	12,1	14,1	16,1						11
74	20,1							8,6	11,4	15,4	17,9							-
74	20,47				4,6	6,3	7,1	8,2	10,7	14,6	18,02							11
74	26,57					5,2	6,8	8,2	10,4	13,3	17,27	20,5	22,9	25,5				13
79	3,8	0,8	1,4	2,3	3,1													4
79	8				3,1	4,5	6,5											6
79	8,3			2,7	3,4	4,9	6,3											6
79	8,4				4,5	5,8	7,3											5
79	8,77		1,8	3,5	4,5	6,6	7,8											6
79	9,6		1,7	2,3	3,4		7,9											6
79	9,9		1,6	2,5	3,1	4,2	6,3	8,1										7
79	11,12			2,3	3,4	4,5	5,6	6,7	9,4									8
79	14,6								10,8	12,8								9
79	17,9						6,1	7,8	10,3	13,1								11
79	22,9							8,2	11,1	13,6	15,6	17,5	19,4					14
81	21,5							8,8	10,2	12,2	14,5	16,6	17,85	19,1	20,2			14
83	6,82	1,1	1,8	2,2	3	5,2												5
84	4,7	0,9	1,4		3,8													4

номер станции	Длина раковины, мм	Размер раковины во время зимней остановки роста, мм																возраст, годы
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
84	5,1	1	1,7	2,8	3,7													4
92	32,94					5,42	7,6	9,5	12,9	15,6	19	22,3	24	26,4	28,6			17
94	10,3			3,1	4,2	6,4	8,32											6
94	11,9				4,6	6,4	8,7											7
94	13,57						6,4	9,6	11,17	12,7								9
94	13,75					5,4	7,8	10,1	12,34									8
94	14,6					6,1	7,96	10,3	13,1									8
94	15,08			3,9	5,3	6,6	8,8	11,2	13,5	14,2								8
94	16,55				4,5	7	9,3	12,2	14,82									8
94	17,19							10,1	13,9	15,8								9
94	17,19				5	6,6	9,1	11,68	14,3									9
94	18,04					5,4	7,6	11,2	16,3									9
94	19,7					5,4	8,3	10,02	13	15,4								11
97	4,6		1,4	2,4	3,6													4
98	3			2,5														3
98	3,9		1,8	2,1	3,4													4
98	4			2,4	3,3													4
98	4,2	0,9	1,6	2,3	3,2													4
98	7,28		1,85	2,9	4,3	6												5
98	9,3					4,6	6,9											7
98	15,07						7,6	11,5	13,9									8
98	20,65						7	9	10,8	14								12
98	26,13						6,5	9,5	12,5	15,7								14
99	24					5,1	7,5	9,6	13	15,4								12
103	6,09		1,7	2,2	3,4	4,2												5
103	10,3			2,6	3,7	5,9	7,9											6
103	12,36			2,7	3,8	5,14		8,8										8
103	13,34				4,2	6	7,3	9,6	11,8									8
103	13,57				4,2	5,9	8	9,7	12,5									8
103	14,13				4,47	5,3	7,5	9,9	12,6									8
103	15,1					5,5	6,84	9,5	11,5	13,9								9
103	15,4						7,2	9,6	12,1	14,8								9
103	15,44				3,7	4,8	5,7	7,37										9
103	15,6					4,36	6,23	9,13	12,1									9
103	16,14								12,3	14,9								9
103	16,2				4,6	5,67	8,1	9,9	13,25	15,2								9

номер станции	Длина раковины, мм	Размер раковины во время зимней остановки роста, мм																возраст, годы
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
103	17,2					6,2	7,6	9,9	11,9	14,6								10
103	17,54				3,7	4,8	5,6	7,9	10,7	14								10
103	17,7			3,1	4,4	5,8	8,2	10,6	12,4	14,9	16,7							10
103	17,7				4,65	5,77	7,4	10,7	13,6	15,8								9
103	20,1					5,6	7,2	9,7	12,3	14,7	16,3	18						12
103	20,18						6,8	8,2	10	12,54	15,8	18,2	19,5					12
103	23,7			3,2	4,3	5,8	7,6	10	12,4	14,8	18,25	21,2	22,9					12
103	26,4					5,1	7,1	9,2	12,1	15,8	18,5	21,1	23,1	25,3				13
103	26,6									17,1	19,4	21,8	22,1	24,9				13
103	30,4							9,2	11,2	13,8	16,5	19,6	21	23,1				17
103	30,5					5,6	8,1	10,6	12,6	14,9	18,4	21,3						16
104	8,67			2,16	3,7	5,67												5
104	14,73				4,3	6,2	8,4	11,1										8

“-“ – означает отсутствие данных

Табл. 5. Средние численность (N) и биомасса (B) *Macoma calcaria* на станциях

Номер станции	N <i>Macoma calcaria</i> , экз./ м ²	B <i>Macoma calcaria</i> , г/м ²
32	3,33	0,37
37	3,33	2,42
45	6,67	0,12
46	20,00	5,63
47	96,67	47,35
48	13,33	2,27
49	60,00	17,97
52	3,33	0,03
53	26,67	22,37
54	43,33	42,68
56	10,00	1,51
57	3,33	4,20
58	23,33	15,81
59	23,33	56,17
60	3,33	6,80
61	23,33	26,73
63	6,67	21,58
64	3,33	8,78
69	3,33	15,64
72	66,67	59,97
74	20,00	19,66
79	46,67	23,89
81	3,33	3,01
82	3,33	7,53
83	6,67	6,14
84	6,67	0,17
92	6,67	15,11
93	6,67	5,07
94	43,33	18,61
95	6,67	1,62
97	3,33	0,05
98	63,33	41,87
99	6,67	13,60
103	120,00	86,22
104	16,67	5,38
107	10,00	2,33
116	16,67	0,31